

Konnten Ammoniten schwimmen?

Christian Klug

Manchen mag diese Frage trivial vorkommen, tatsächlich sind sich jedoch Ammonoideen-Forscher über deren korrekte Beantwortung alles andere als einig, besonders, wenn es ins Detail geht. So gibt es entsprechend auch Vertreter für die unterschiedlichsten Hypothesen, was die Fortbewegungsweise von Ammonoideen betrifft. Sicher ist jedoch nur eines: Kein Mensch hat jemals einen lebendigen Ammonoideen schwimmen oder kriechen, geschweige denn graben gesehen; entsprechend fehlen uns direkte Beweise. Der detektivische Spürsinn der Paläontologen ist also gefragt. Zunächst möchte ich einmal den Rahmen abstecken, indem ich aufzulisten versuche, was wir wirklich wissen, um dann zu erörtern, wie diese Fakten interpretiert werden können. Dabei gehe ich auf eine Reihe gleichermaßen grundlegender wie interessanter Fragen ein.

Was sind Ammonoideen?

Die Ammonoideen sind ausgestorbene Kopffüßer. Sie besaßen gekammerte äußere Schalen, deren Kammern durch einen Siphon miteinander verbunden waren. Die Schale bestand weitgehend aus Aragonit. Der Siphon dagegen lag in einer Röhre aus Conchiolin und enthielt zumindest im vorderen Bereich lebendes Gewebe, welches durch Blutgefäße versorgt wurde. Diese Blutgefäße sind sogar fossil bekannt (Tanabe et al. 2000). Außerdem besaßen sie einen Ober- und einen Unterkiefer, der bei paläozoischen Formen aus Conchiolin bestand. Viele abgeleitete Formen aus dem Mesozoikum haben im Unterkiefer eine poröse kalzitische Lage eingebaut. Dieser Typ von Unterkiefer wird als *Aptychus* bezeichnet und gab sogar Anlass zur Einführung des Namens „*Aptychophora*“ (Engeser & Keupp 2002). Weiterhin besaßen die Ammonoideen eine *Radula* (Raspelzunge), welche bisher zwar nur selten, aber doch bei einigen Gruppen gefunden wurde. Diese ähnelt grundsätzlich derjenigen der Schnecken (Gastropoden), was auf eine engere Verwandtschaft der Kopffüßer mit den Schnecken hinweist. Innerhalb der Kopffüßer ist die *Radula* bei den Alt-Cephalopoden (Palcephalopoda; vgl. Engeser 1996) breiter als bei den Ammonoideen, Bactriten und Tintenfischen. Deswegen können letztere nicht nur als Neu-Cephalopoden (Neocephalopoda), sondern auch als Schmalraspelzüngler (*Angusteradulata*) bezeichnet werden.

Sind Ammonoideen Tintenfische?

Nein, Ammonoideen sind keine Tintenfische! Es gibt einige Fossilagerstätten, wie Holzmaden, Christian Malford (Großbritannien) oder Solnhofen, wo hervorragend erhaltene echte Tintenfische mit Tintenbeutel gefunden wurden. Dieselben Lokalitäten lieferten auch Ammonoideen, zum Teil nicht einmal selten und oft sogar mit Kiefern oder Weichteilresten. Berichte von Tinte bei Ammonoideen existieren zwar, beziehen sich jedoch auf Nachweise kugelig aggregierter Melanin (Doguzhaeva et al. 2004), welches auch in der Schwarzen Schicht vorkommt (Abb. 1). Möglicherweise wurde in diesen Fällen die Schwarze Schicht (Klug et al. 2005) und nicht ein Tintenbeutel beprobt. Höchstwahrscheinlich war es auch so, dass sich der Tintenbeutel erst entwickelte, als die Schale ins Körperinnere verlagert wurde (Naef 1922). War vorher die äußere Schale zum Schutz des Weichkörpers vorhanden, so benötigten offenbar die Tintenfische mit ihrem Innenskelett einen neuen Schutzmechanismus. Wann genau sich dieser Tintenbeutel entwickelte, ist unklar. In der Trias war er jedenfalls schon vorhanden, und es existieren sogar Berichte von karbonzeitlicher Tinte (Doguzhaeva et al. 2007).

Woher stammen die Ammonoideen?

Die Herkunft der Ammonoideen lässt sich inzwischen gut belegen. Im Unterdevon entwickelten die Orthoceraten eine unüber-

sichtliche Vielfalt. Diese Palcephalopoden zeichnen sich durch bisweilen meterlange, spitz kegelförmige (orthocone) Gehäuse mit einem schmalen, mehr oder weniger zentralen Siphon aus. Innerhalb der Orthoceraten setzte bereits im Silur eine Entwicklung ein, in deren Verlauf der Siphon allmählich in bauchseitiger (ventraler) Richtung verlagert wurde (Kröger & Mapes 2007). Gleichzeitig veränderte sich der Gehäusequerschnitt von rund nach seitlich abgeflacht. Diese Formen hatten übrigens im Gegensatz zu vielen Palcephalopoden bereits recht kleine Anfangskammern (Protoconche ≤ 1 mm) und kleine Embryonalschalen. Das Ergebnis dieses evolutionären Prozesses waren zunächst die Bactriten, eine unscheinbare Gruppe mit orthoconen bis leicht gekrümmten (cyrtoconen) Gehäusen und ventral gelegenen Siphon (Abb. 2). Diese Gruppe stellt gleichsam das Herz der Evolution der Neocephalopoden dar, entwickelten sich doch später daraus nicht nur die so formenreichen Ammonoideen, sondern auch die Tintenfische im eigentlichen Sinne, die heute die überwältigende Mehrheit der Kopffüßer ausmachen. Sowohl frühe Vorfahren der Tintenfische als auch die meisten Ammonoideen haben mit den Bactriten den kleinen Protoconch, das kleine Embryonalgehäuse (< 3 mm; Abb. 3) sowie den ventralen Siphon gemeinsam.

Ab wann spricht man von einem Ammonoideen?

Die Unterklasse Ammonoidea umfasst alle Ammoniten und ihre Verwandten, also auch Goniatiten, Clymenien, Ceratiten und an-

dere paläozoische Formen sowie sämtliche mesozoischen Ammoniten, natürlich auch die Phylloceraten und Lytoceraten. Wenn der Begriff „Ammoniten“ verwendet wird, so wird dieser normalerweise mit der mesozoischen Ordnung der Ammonitida oder der Unterordnung Ammonitina assoziiert. Letztere Gruppe umfasst nur Formen aus dem Jura und der Kreide.

Jedoch zurück zur eigentlichen Frage: Die stammesgeschichtliche Grenzziehung wird immer noch diskutiert. Für viele Fachleute war der erste Ammonoidee in dem Moment entstanden, als das Gehäuse eines Bactriten-artigen Cephalopoden mindestens einen Umgang formte. Dies ist eine recht willkürliche Definition. Alternativ könnten die Bactriten in die Ammonoidea integriert werden, weil beide Gruppen fast gleichzeitig entstanden sind und einen ventralen Siphon sowie differenzierte Muskelansatzstellen besitzen (Kröger & Mapes 2007).

Was wissen wir über die Anatomie der Ammonoideen?

Hier kann man eine klare Antwort geben: Viel zu wenig! Obwohl in Privatsammlungen und Museen sicherlich einige Millionen Ammonoideen-Fossilien liegen, wurden meines Wissens bisher noch keine eindeutigen Reste der Arme oder anderer äußerer Weichteile gefunden. Entsprechend sind Lebendrekonstruktionen von Ammonoideen immer ein Stück weit spekulativ.

Von den inneren Organen wurden vereinzelt Reste gefunden. Besonders eindrucksvolle Beispiele sind untertriassische Ophiceraten

Abb. 2 (unten): Zunehmende Aufrollung des Gehäuses am Übergang von Bactriten zu Ammonoideen. Von links nach rechts: *Lobobactrites*, *Cyrtobactrites*, *Metabactrites*, *Anetoceras*, *Erbenoceras*, *Chebbites*, *Mimagoniatites* (verändert nach Klug & Korn 2004: 238). Alle hier rekonstruierten Formen kommen unter anderem im Unterdevon Marokkos vor.



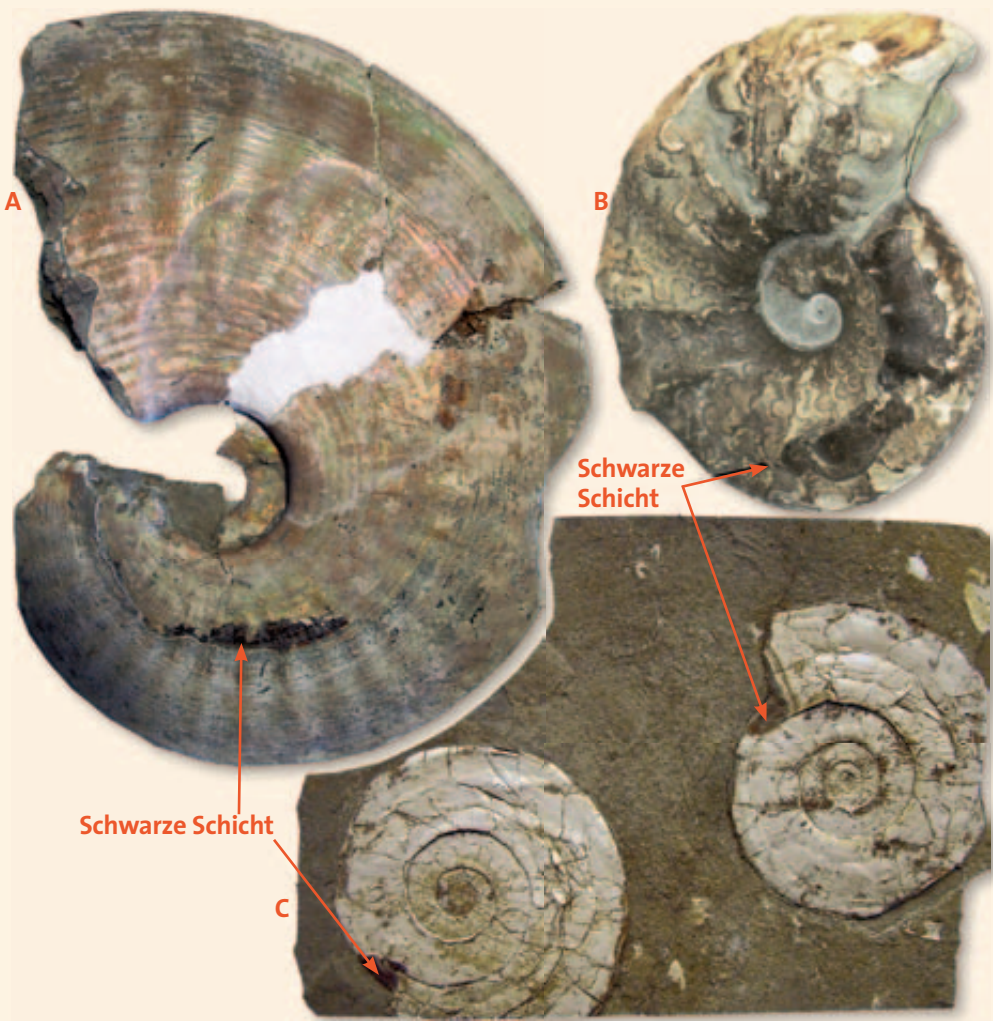
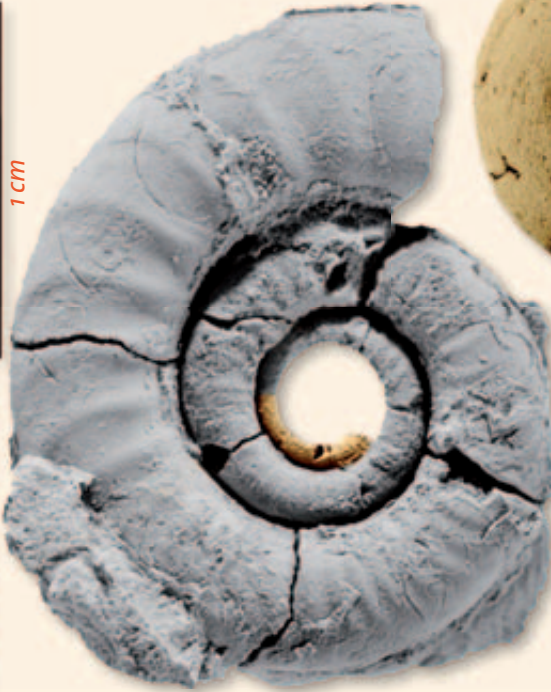


Abb. 1: Die Schwarze Schicht bei drei mesozoischen Ammonoideen. A: *Pseudamaltheus engelhardti*, Unterjura, Pliensbachium, Quedlinburg; dieses Stück zeigt Reste der Schwarzen Schicht im Bereich der Naht und vor der nicht erhaltenen Altersmündung; Museum für Naturkunde, Humboldt-Universität zu Berlin. Durchmesser 18 cm (leg. G. Brandes). B: *Ceratites* cf. *praenodosus*, obere Ceratitenschichten, Oberer Muschelkalk, Trias, Sarre-Union (Frankreich). Hier ist erkennbar, dass die schwarze Schicht sich nicht auf wenige Zentimeter vor dem Altersmundsaum beschränkt. Slg. Klug. Durchmesser 8 cm. C: *Psiloceras planorbis*, PIMUZ 6519; Unterjura, Hettangium, Blue Anchor (Watchet, Somerset, Grossbritannien). Beide Exemplare zeigen die Schwarze Schicht, deren Spur an der Naht sowie das Schwarze Band an der Mündung; Durchmesser des vollständigeren Exemplars 4,9 cm. Sammlung: Paläontologisches Institut und Museum Zürich. Foto: Thomas Galfetti.



Devonobactrites Frühes Devon



Chebbites Frühes Devon

Manticoceras
Spätes Devon



Abb. 3: Zunehmende Aufrollung des Embryonalgebäuses am Übergang von Bactriten zu Ammonoideen. Von links nach rechts: *Devonobactrites obliqueseptatus* (Unterdevon, frühes Emsium), *Chebbites reisdorfi* (Unterdevon, frühes Emsium), *Manticoceras* sp. (Oberdevon, spätes Frasnium); alle Stücke aus dem Tafelalt (Marokko).

aus Spitzbergen, die Reste des Kieferapparates, des Verdauungstraktes sowie der Kiemen zeigen (Lehmann 1985). Ähnlich spektakulär sind die schon von Cloos (1967) aus Paraguay beschriebenen karbonischen Formen, die neben Kieferapparat mit ausgezeichnet erhaltener Radula auch noch phosphatisierte Mantelreste aufweisen. Auch der Posidonienschiefer von Dotternhausen hat Weichteilreste von Ammonoideen geliefert (Riegraf et al. 1984); jedoch ist die Erhaltung in all diesen Fällen nicht dazu ausreichend, uns Aufschluss über die Lebensweise zu liefern. Lediglich Berichte von Mageninhalten mit Schwebcrinoiden-Resten deuten auf den Lebensraum der entsprechenden Ammoniten im Habitat dieser Crinoiden hin, nämlich in der Wassersäule (Keupp 2000).

Wie viele Arme hatten die Ammonoideen?

Hier kursieren die unterschiedlichsten Rekonstruktionen: Manche verpassen Ammonoideen-Rekonstruktionen schneckenartige Körper, sechs, acht, zehn oder vie-

le Arme, mal Spaghetti-dünn, mal dick wie Würste, mal mit belemnitenartigen Armhäkchen, mal *Octopus*-artig, mal stumpf und torpedoförmig, mal in *Nautilus*-Manier mit einem dickeren Schaft und einer dünneren Tentakel (Abb. 4). Eindeutige Beweise für die Anzahl, Form und Funktion der Arme fehlen bisher.

Ich möchte an dieser Stelle jedoch mit einem kurzen stammesgeschichtlichen Exkurs versuchen darzulegen, warum Ammonoideen wohl eher zehn Arme hatten, in welcher Form auch immer: Für die Vorfahren der heutigen Tintenfische lässt sich feststellen, dass die frühesten Formen wohl zehn Arme besaßen. Das wissen wir unter anderem von triassischen Phragmoteuthiden und jurassischen Belemniten.

Zweifler und Zweiflerinnen mögen hier zu Recht anführen, dass es aber ja gut sein kann, dass der ursprüngliche Zustand dem des heute noch lebenden *Nautilus* entsprechen könnte, der rund 90 feine Arme hat. Diese Hypothese findet darin Unterstützung, dass (1) die heutigen Nautiliden die letzten le-



benden Palcephalopoden sind und (2) weder von fossilen Nautiliden noch von Ammonoideen die Arme fossil überliefert sind. Lebensweise, Schalenultrastruktur, Kieferbau und manche anatomischen Besonderheiten der Nautiliden deuten darauf hin, dass es sich bei dieser Gruppe um abgeleitete Spe-

zialformen handelt und ihre Vorfahren wohl doch eher keine 90 Arme besaßen. Einen möglichen Hinweis liefert hier die Embryonalentwicklung des rezenten *Nautilus*: Wie Shigeno et al. (2007) schön dokumentiert haben, beginnt die Entwicklung der Tentakelkrone der Nautiliden mit



Abb. 4: Rekonstruktionen von Ammonoideen aus der Literatur: A: Ein Perisphinctide und ein Taramelliceras (Oberjura, Süddeutschland, leicht verändert nach Grzimek 1972: 329), hier als demersal (bodenbezogen schwimmend) mit Kopfkappe und zehn Armen gezeichnet. B: Ceratites (Oberer Muschelkalk, Mitteltrias, Deutschland) als Benthont mit Schnecken-artiger Kriechsohle aus Rein (2000: 36). C: Fraas (1910: 89) wollte sich bei der Rekonstruktion dieser Ammoniten aus dem Frühen Jura offenbar nicht auf eine Orientierung des Tieres festlegen. Der Illustrator orientierte sich in der Form der Tentakeln und der Darstellung einer Kopfkappe weitgehend am heutigen Perlboot. D: Manticoceras sp. aus dem Oberdevon (spätes Frasnium), Lebenszyklus verändert nach Korn & Klug (2007). Hier mit Kopfkappe und zehn dünnen Armen dargestellt.

zehn Knospen, also fünf auf jeder Seite des Kopffußes, die sich bereits früh in der Embryonalentwicklung zunächst einmal aufspalten. Dies deutet darauf hin, dass der ursprüngliche Zustand der Armzahl der Pal- und Neocephalopoden 10 Arme gewesen sein könnte. Wenn das stimmt, würde dies bedeuten, dass Ammonoideen stammesgeschichtlich von zehnamigen Formen umringt sind, und es wäre dann unvernünftig, für Ammonoideen nicht ebenfalls zehn Arme anzunehmen.

Am übermäßigen Gebrauch des Konjunktivs in den vorhergehenden Sätzen ist leicht zu erkennen, dass hier das letzte Wort trotzdem noch nicht gefallen ist. Ich würde gerne steif und fest behaupten, dass Ammonoideen zehn Arme hatten, kann dies aber (noch) nicht guten Gewissens tun. Noch komplizierter wird diese Frage, wenn man die enorme morphologische Vielfalt der Ammonoideen-Gehäuse in Betracht zieht. Spiegelt diese Formenvielfalt (Disparität) möglicherweise auch eine Vielfalt in der Gestaltung des Kopffußes mit einer sehr unterschiedlich großen Armzahl wieder?

Wo haben die Ammonoideen gelebt?

Auch hier möchte ich meinen Spekulationen ein paar harte Fakten voranschicken. Zwar gibt es Rollmarken leerer Ammonoideen-Gehäuse, echte und eindeutige Lebensspuren der Ammonoideen-Tiere selbst fehlen hingegen bisher. Solche Spuren könnten sonst wertvolle Indizien über die äußere Form des Weichkörpers sowie über deren Lebensweise liefern. Wären die Milliarden von Ammonoideen, die die Schelfmeere vom Devon bis zum Ende der Kreidezeit bevölkerten, benthonisch (also am Meeresboden lebend) gewesen, dann müssten deren Spuren häufig zu finden sein.

Ammonoideen werden ausschließlich in marinen Gesteinen gefunden. In Riffgesteinen und extrem flachmarinen Ablagerungen sind sie sehr selten, häufig hingegen in Schelfsedimenten aus verschiedenen Meerestiefen und auch in Schichten, die unter sauerstoffarmen bis -freien Bedingungen abgelagert wurden. Geht man nun davon aus, dass Ammonoideen benthonisch waren, dann dürften sie eigentlich in solchen Schwarzschiefern gar nicht vorkommen. Dies tun sie aber, und oft sogar recht häufig. Interpretiert man Ammonoideen als planktisch (also passiv in der Was-

sersäule driftend) oder als nektonisch (aktiv schwimmend), dann könnte man argumentieren, dass die leeren, noch teilweise gasgefüllten Gehäuse in solche Meeresbereiche verdriftet wurden. Widerspricht man jedoch der Funktion des Phragmokons der Cephalopoden (und insbesondere der hier diskutierten Ammonoideen) als dem Erreichen eines annähernd neutralen Auftriebs dienend, so kommt man automatisch in Erklärungsnot für Ammonoideen-Gehäuse in Schwarzschiefern.

Eine weitere Tatsache ist die zunehmende Differenzierung des Phragmokons, beginnend mit den kambrischen Plectroceraten über die Orthoceraten und die Bactriten hin zu Spezialformen wie den Ammonoideen (Abb. 5) oder auch den heutigen Sepien. Die Annahme der Nichtfunktionalität des Phragmokons steht meines Erachtens im krassen Widerspruch zu der 400 bis 500 Millionen Jahre andauernden Differenzierung dieses Organs zur Auftriebsneutralisierung. Entsprechend vertrete ich die Meinung, dass dieses Organ auch bei den Ammonoideen, wenn nicht bei allen, so doch bei den meisten, zur zumindest annähernden Neutralisierung des Auftriebs im Meerwasser gedient hat.

An dieser Stelle sei mir der Vergleich mit einem Taucher gestattet: Dieser ist normalerweise bestrebt, mittels seiner Tarierweste neutralen Auftrieb einzustellen, was natürlich nur annähernd möglich ist. Weil das perfekte Tarieren oft nicht gelingt bzw. weil durch alle vertikalen Bewegungen die Tarierungsbemühungen wieder zunichte gemacht werden, bevorzugen es Gerätetaucher, eher einen leicht negativen als einen leicht positiven Auftrieb zu erreichen. Dies ist deshalb der Fall, da eine Aufwärtskorrektur durch aktive Schwimmbewegungen leichter ist als die Vermeidung eines unkontrollierten, sich rasch selbst beschleunigenden Aufstiegs durch positiven Auftrieb in Kombination mit zunehmender Ausdehnung gasgefüllter Hohlräume. Dies ist bei Phragmokontragenden Kopffüßern insofern anders, als die luftgefüllten Kammern ihr Volumen bei vertikalen Bewegungen nicht verändern, und auch der Druck konstant bleibt. Das Tarieren mittels des Phragmokons verläuft zumindest bei heutigen Perlbooten so langsam, dass die Feinsteuerung anders bewerkstelligt werden muss, nämlich durch aktive Schwimmbewegungen.



Konnten Ammonoideen schwimmen?

Da jegliche Lebensspuren von Ammonoideen im Sediment fehlen, und da sie ihren Auftriebsapparat in eindrucksvoller Weise differenziert haben (Abb. 4), gehe ich davon aus, dass das Phragmokon den Ammonoide-

en die Fähigkeit verlieh, die meiste Zeit ihres Lebens in der Wassersäule zu verbringen. Dies bringt mich zu einem weiteren interessanten Phänomen: Sowohl die Ammonoideen als auch fossile und heutige Nautiliden

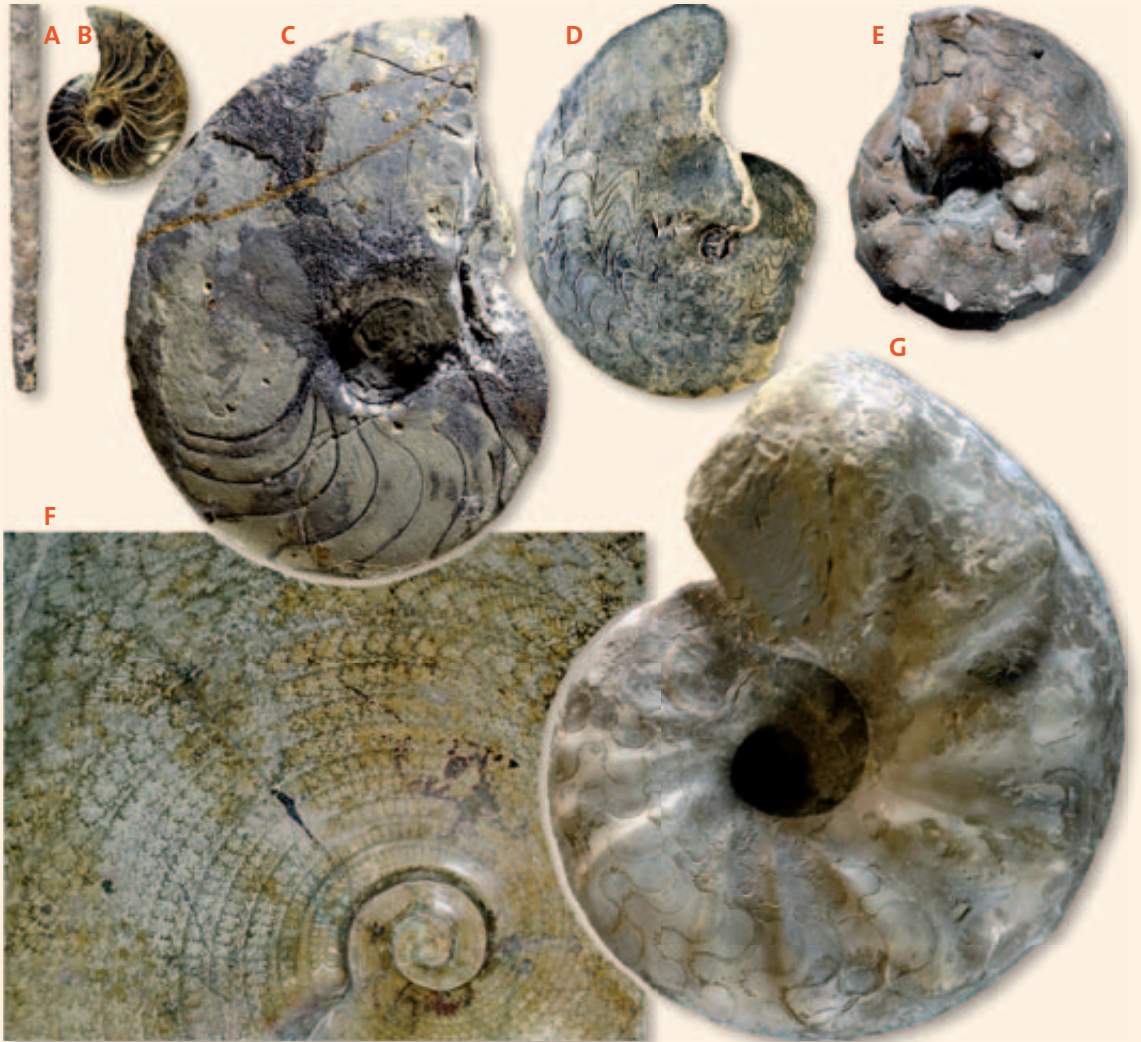


Abb. 5: Zunehmende Differenzierung der Septen; alle Abbildungen verkleinert mit dem Faktor 0,5, außer F: $\times 0,3$. A: *Lobobactrites ellipticus*, sehr einfache Lobenlinie eines Bactriten; Devon, Eifelium, Tafilalt (Marokko). Sammlung: Paläontologisches Institut und Museum Zürich. B: *Latanarcestes* sp., einfache agoniatische Lobenlinie; Devon, Emsium, Tafilalt (Marokko); Sammlung: Institut für Geowissenschaften Tübingen. C: *Agoniatites* sp., einfache agoniatische Lobenlinie; Devon, Eifelium, Tafilalt (Marokko). Sammlung: Institut für Geowissenschaften Tübingen. D: *Taouzites taouzense*, mäßig komplexe goniatische Lobenlinie; Devon, Givetium, Tafilalt (Marokko). Sammlung: Institut für Geowissenschaften Tübingen. E: *Buchiceras* sp., pseudoceratitische Lobenlinie durch sekundäre Vereinfachung der Sutura; Kreide, Coniacium, Peru. Sammlung: C. Klug. F: *Pinacoceras metternichi*, äußerst komplexe, ammonitische Lobenlinie; Museum für Naturkunde, Humboldt-Universität zu Berlin, MB.C.2933, Obertrias, Norium, Hallstatt, Österreich. G: *Ceratites nodosus*, ceratitische Lobenlinie; Ladinium, Oberer Muschelkalk, Trias, bei Schwäbisch Hall. Sammlung: Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, SMNS 24941, Foto: W. Gerber, Tübingen.

unterbrachen das Schalenwachstum zum Zeitpunkt des Schlüpfens. Die vollständige Embryonalschale enthielt zu diesem Zeitpunkt bei Ammonoideen den Protoconch, einige wenige Phragmokon-Kammern mit Siphon und eine kleine Wohnkammer, also alles, was ein Kopffüßer braucht, um einen neutralen Auftrieb herzustellen. Wie Mapes & Nützel (2008) kürzlich zeigten, kommen sowohl Eier als auch Embryonen bisweilen in Massen in Ablagerungen aus Meeresbereichen vor, wo am Meeresboden sauerstoffarme bis -freie Verhältnisse herrschten. Sie folgerten daraus, dass Ammonoideen möglicherweise driftende Eigelege produzierten, aus denen planktische Jungtiere schlüpften. Dies spricht dafür, dass sich die ganze Ontogenie der Ammonoideen in der Wassersäule abgespielt hat.

Eine weitere neue Erkenntnis stammt von Claude Monnet (liebe Kunstfreunde – bitte das Doppel-n beachten!). Dieser französische Ammonoideen-Forscher, der derzeit an der Universität Zürich arbeitet, konnte belegen, wie mit zunehmend sauerstoffarmen bis -freien Wässern in der Kreidezeit die Ammonoideen-Vergesellschaftungen in ganz charakteristischer Weise in ihrer Vielfalt verarmten (Monnet 2009). Daraus konnte er auf überzeugende Weise rekonstruieren, welche Kreide-Ammonoideen in welchen Wassertiefen gelebt haben.

An dieser Stelle möchte ich auch kurz auf eine eigene Arbeit hinweisen: 2004 veröffentlichte ich gemeinsam mit dem Berliner Ammonoideen-Experten Dieter Korn eine Arbeit, in der wir darlegten, wie die Änderung der Gehäusegeometrie die Orientierung des Gehäuses und die Stellung der Mündung zum Beginn der Evolution der Ammonoideen beeinflusst haben könnte. Unsere Ergebnisse basieren auf Berechnungen und auf Experimenten mit Modellen. Spannenderweise bewegte sich die Unterseite der Mündung der Ammonoideen bereits sehr früh in deren Evolution in die Höhe des Schwerpunktes des gesamten Gehäuses. Diese Stellung ist optimal für die schwimmende horizontale Fortbewegung per Rückstoßprinzip. Schwer verständlich ist, warum solche Geometrieänderungen in der Evolution auftreten sollten, ohne dass der Phragmokon eine Funktion zur Beeinflussung des Auftriebs gehabt hätte.

Zum Schluss soll noch auf eine etwas ältere Arbeit von Jacobs & Chamberlain

(1996) hingewiesen werden. Diese Autoren haben den Energiebedarf für das Schwimmen von Ammonoideen in Abhängigkeit von der Gehäuseform abgeschätzt. Deren Ergebnisse zeigen zumindest, dass ein aktives Schwimmen von Ammonoideen wenigstens für manche Formen durchaus denkbar wäre.

Als Quintessenz möchte ich den Leserinnen und Lesern Folgendes mitgeben: Leider ist keiner von uns zusammen mit lebenden Ammonoideen geschwommen, aber ich hoffe dennoch, ihnen vermittelt zu haben, dass es zumindest plausibel ist, dass Ammonoideen schwimmen konnten – hier von Beweisen zu sprechen, wäre vermessen. Barakudas oder Haien waren Ammonoideen sicher nie eine ernstzunehmende Konkurrenz, aber für eine über 250 Millionen Jahre dauernde Evolution hat es auf jeden Fall gereicht. Die enorme Artenvielfalt, hohe Evolutionsraten und eine bisweilen extrem schnelle Erholung und Wiederausbreitung in den Weltmeeren nach Massenaussterben lässt sich ohne die Annahme einer nektonischen bis planktischen Lebensweise nur sehr schwer erklären.

Literatur

- Cloos, D. (1967): Goniatiten mit Radula und Kieferapparat in der Itararé-Formation von Uruguay. *Paläont. Z.* 41: 19-37.
- Doguzhaeva, L., R. H. Mapes & H. Mutvei (2007): A Late Carboniferous Coleoid Cephalopod from the Mazon Creek Lagerstätte (USA), with a radula, arm hooks, mantle tissues, and ink. In: Landman, N. H., R. A. Davis, W. Manger & R. H. Mapes (Hrsg.): *Cephalopods – Present and Past*. S. 121-143. Springer-Verlag, New York.
- Doguzhaeva, L., H. Mutvei, H. Summesberger & E. Dunca (2004): Bituminous soft body tissues in the Late Triassic ceratitid *Austrotrachyceras*. *Mitt. Geol.-Paläont. Inst. Univ. Hamburg* 88: 63-78.
- Engeser, T. (1996): The position of the Ammonoidea within the Cephalopoda. In: Landman, N. H., K. Tanabe & R. A. Davis (Hrsg.): *Ammonoid palaeobiology*, 3-19. Plenum Press, New York.
- Engeser, T. & H. Keupp (2002): Phylogeny of the aptychi-possessing Neoammonoidea (Aptychophora nov., Cephalopoda). *Lethaia* 35: 79-96.
- Grzimek, E. (1972): Grzimeks Tierleben. Ergänzungsband Entwicklungsgeschichte der Lebewesen. Kinkler-Verlag, Zürich.
- Fraas, E. (1910): Der Petrefakten-sammler: ein Leitfaden zum Sammeln und Bestimmen der Versteinerungen Deutschlands. Lutz-Verlag, Stuttgart.
- Jacobs, D. K. & J. A. Chamberlain (1996): Buoyancy and hydrodynamics in ammonoids. In: Landman, N. H., K. Tanabe & R. A. Davis (Hrsg.): *Ammonoid paleobiology*, 169-224. Plenum Press, New York.
- Keupp, H. (2000): Ammoniten. Paläobiologische Erfolgsspiralen. Thorbecke-Verlag, Sigmaringen.



- Klug, C. & D. Korn (2004): The origin of ammonoid locomotion. *Acta Palaeont. Polon.* 49: 235-242.
- Klug, C., D. Korn, U. Richter & M. Urlichs (2004): The black layer in cephalopods from the German Muschelkalk (Middle Triassic). *Palaeontology* 47: 1407-1425.
- Korn, D. & C. Klug (2007): Conch form analysis, variability, and morphological disparity of a Frasnian (Late Devonian) ammonoid assemblage from Coumiac (Montagne Noire, France). In: Landman, N. H., R. A. Davis, W. Manger & R. H. Mapes (Hrsg.): *Cephalopods – Present and Past*. S. 57-86. Springer-Verlag, New York.
- Kröger, B. & R. H. Mapes. (2007): On the origin of bactritoids (Cephalopoda). *Paläont. Z.* 81: 316-327.
- Lehmann, U. (1985): Zur Anatomie der Ammoniten: Tintenbeutel, Kiemen, Augen. *Paläont. Z.* 59: 99-108.
- Mapes, R. H. & Nützel, A. (2008): Late Palaeozoic mollusc reproduction: cephalopod egg-laying behavior and gastropod larval palaeobiology. *Lethaia* 42: 341-356.
- Monnet, C. (2009): The Cenomanian–Turonian boundary mass extinction (Late Cretaceous): New insights from ammonoid biodiversity patterns of Europe, Tunisia and the Western Interior (North America). *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 282: 88-104.
- Naef, A. (1922): *Die fossilen Tintenfische*. G. Fischer-Verlag, Jena.
- Rein, S. (2000): Zur Lebensweise von *Ceratites* und *Germanonutilus* im Muschelkalkmeer. *Veröff. Naturhist. Mus. Schellingsen* 15: 25-40.
- Riegraf, W., G. Werner & F. Lörcher (1984): *Der Posidonienschiefer: Biostratigraphie, Fauna und Fazies des Südwestdeutschen Untertoarciums*. Enke-Verlag, Stuttgart.
- Shigeno, S., T. Sasaki, T. Moritaki, T. Kasugai, M. Vecchione & K. Agata (2007): Evolution of the cephalopod head complex by assembly of multiple molluscan body parts: Evidence from *Nautilus* embryonic development. *Journal of Morphology*, 269 (1), 1-17.
- Tanabe, K., R. H. Mapes, T. Sasaki & N. H. Landman (2000): Soft-part anatomy of the siphuncle in Permian prolecanitid ammonoids. *Lethaia* 33: 83-91.

Klug, C.: Were ammonoids able to swim?

Although their shells are highly abundant, the mode of life of ammonoids is still debated. Their ability to swim is here discussed in the light of their phylogenetic position, their anatomy as far as it is known, their habitat as reflected in their host-rocks, and in comparison with their extinct and living relatives. The reconstruction of the living ammonoid animal is also considered; when taking the phylogenetic neighbours into account, two possibilities for the number of arms appear reasonable: 90 as in Recent nautilids or ten as in the earliest coleoids and belemnites. The latter hypothesis is here preferred because nautilid embryos begin with ten arm buds which split into many arms later in embryogenesis. The ability to swim is here suggested to be likely for ammonoids because (1) ammonoid trace fossils documenting benthic locomotion are missing, (2) the shells of ammonoid hatchlings probably were already fully equipped to reach neutral buoyancy, (3) ammonoid remains are sometimes abundant in sediments deposited under anoxic conditions, (4) aperture orientation and shell shape of ammonoids are well-adapted to horizontal swimming, and (5) high evolutionary rates combined with rapid dispersal of ammonoids after speciation or after extinction events are incompatible with a benthonic mode of life but well consistent with a nektonplanktic to nektonic, i.e. swimming, mode of life.



PALÄONTOLOGISCHE
— GESELLSCHAFT —

Mitglieder der Paläontologischen Gesellschaft berichten aus Forschung und Wissenschaft. Der 1912 in Greifswald gegründeten Paläontologischen Gesellschaft gehören heute mehr als 1000 Paläontologen, Geologen, Biologen, Ur- und Frühgeschichtler, aber auch zahlreiche Hobbypaläontologen an. Seit 1984 wurde bereits 21-mal die Karl-Alfred-von-Zittel-Medaille der Gesellschaft an verdiente Hobbypaläontologen verliehen.

www.palaeontologische-gesellschaft.de • www.palges.de

Spezielle Fragen zu Fossilien, regionaler Geologie und Paläontologie werden von kompetenten Ansprechpartnern aus der Paläontologischen Gesellschaft beantwortet unter:

www.palaeontologische-gesellschaft.de/palges/kontakt/frag.html

In letzter Minute

Korrektur zum Beitrag „Landpflanzen im Verlauf der Erdgeschichte, Teil 8“

Im Beitrag „Das Perm, Zeit der ersten Nadelwälder II“ in Heft 1/2010 ist auf Seite 28 das Foto Tafel A, Bild D, mit einer falschen Legende versehen worden. Die korrekte Bildunterschrift lautet: *Peltaspermum martinsii* (Germar) Poort & Kerp. – Wedelabschnitt eines Farnsamers in Kupfererzerhaltung. Unterer Zechstein, Kupferletten. Geismar bei Frankenberg/Eder, Nordhessen. Bildbreite 33 mm.

Fotos auf den Seiten 28 bis 30, soweit nicht anders genannt: Steinmann-Institut der Universität Bonn, Fachbereich Paläontologie (G. Oleschinski).