



# Ammonshörner

Geschichten über die  
Ammoniten des  
Aargauer Juras

Ronald E. Ottiger

---

Mai 2019

**Begleitheft zum Vortrag der  
Mineralien- und Fossilienfreunde Aargau  
vom 6. Juni 2019**



# INHALT

## Vorwort

Die Geschichte des *Perisphinctes*: Von den ersten Sammlern

Die Geschichte des *Morrisiceras*: Über Mollusken und Cephalopoden

Die Geschichte des *Ataxioceras*: Die Ursprünge

Die Geschichte des *Holcophylloceras*: Wie Phoenix aus der Asche

Die Geschichte des *Taramelliceras*: Pioniere der Ammonitenforschung

Die Geschichte des *Gregoryceras*: Über die Leitammoniten

Die Geschichte des *Rugiferites*: Die Lebensweise

Die Geschichte des *Ludwigia*: Das Gehäuse

Die Geschichte des *Emileia*: Von Septen und Siphon

Die Geschichte des *Hecticoceras*: Kovariation und Evolution

Die Geschichte des *Euaspidoceras*: Der Dimorphismus

Die Geschichte des *Cardioceras*: Vom Wirrwarr der Arten

Die Geschichte des *Aspidoceras*: Die Sache mit den Aptychen

Die Geschichte des *Macrocephalites*: Von Tethys und Nordmeer

Die Geschichte des *Parkinsonia*: Vom Leben nach dem Tode

Die Geschichte des *Sphaeroceras*: Über (ausgestorbene) Lebenskünstler

## Anhang





## Vorwort

Weshalb ein Vortrag über Ammoniten? Erstens einfach deshalb, weil die fossilen Schalenreste der Ammoniten Sammelobjekte sind, deren Schönheit und Formenvielfalt die Menschen schon immer faszinierten. Zweitens aber auch, weil Ammoniten für die Wissenschaft eine ausserordentlich wichtige Tiergruppe sind. Millionen ihrer fossilen Überreste wurden in allen Teilen der Erde gefunden. Dank ihrer rascher Entwicklung und den morphologischen Unterschieden dienen sie als Leitfossilien und tragen dazu bei, Gesteinsschichten zu bestimmen und chronologische Abläufe besser zu verstehen. Gleichzeitig helfen Ammoniten, die Prozesse der Evolution nachzuvollziehen. Kaum ein anderes Lebewesen lässt sich so gut und über einen so langen Zeitraum verfolgen wie die Ammoniten. Als Darwin von der lückenhaften Überlieferung von Fossilien sprach, hat er bestimmt nicht an die Ammoniten gedacht. Es ist daher nicht verwunderlich, wenn Dolf Seilacher<sup>1</sup> festhält: „Ammoniten sind für Paläontologen das, was *Drosophila* in der Genetik sind.“

Doch obwohl Ammoniten seit über 200 Jahren intensiv erforscht wurden, bleiben noch Fragen offen und Vieles ist noch nicht restlos geklärt. Doch davon später.

Weshalb Ammoniten aus dem Aargau? Seit den frühesten Tagen der Ammonitenforschung dienten Fossilien aus dem Aargau als Studienobjekte. Sie wurden auf den Feldern des Fricktals gefunden, in natürlichen Aufschlüssen wie dem Eisengraben bei Mönthal, in Steinbrüchen und Rutschungen an den Flanken der Tafelberge oder in den Weinbergen von Birmenstorf. Pioniere der Forschung wie Friedrich August Quenstedt, Albert Oppel oder Casimir Moesch sichteten das Material und bereisten die Region. Einige Arten wurden erstmals aufgrund von Funden im Aargau beschrieben und sind als Holotypen der Stolz jeder wissenschaftlichen Sammlung.

**Dann wir aus Betrachtung der Steinernen Ammons-Hörner genugsam versichert sind, daß sie alle ehemals wahrhafte Schnecken gewesen / und in jenem grossen Sündfluth-Wasser / da die ganze obere Erde in ein Gemeng kommen / in die Höhe getrieben worden.**

Selbstverständlich sollen damit die Aargauer Ammoniten aber nicht über diejenigen aus anderen Kantonen und Regionen gestellt werden. Zahlreiche

Auszug aus Scheuzers  
„Naturgeschichten  
des Schweizerlandes“  
(1718)

Funde aus dem Schaffhauser Randen, aus Baselland oder dem Kanton Solothurn unterstreichen, wie wertvoll das Juragebirge und seine Ausläufer für die Forschung an diesen faszinierenden prähistorischen Tieren ist. In diesem Vortrag geht es vor allem deshalb um Aargauer Ammoniten, weil der Aargau mein bevorzugtes Sammelgebiet ist; ein Gebiet, in dem ich seit mehr als 45 Jahren unterwegs bin auf der Suche nach Ammoniten und aus dem daher auch der weitaus grösste Teil meiner Funde stammt.

Nun lasse ich einige Ammoniten aus dem Aargau ihre Geschichte erzählen. Ich tue dies in Anlehnung an das grossartige Buch „Geschichten vom Ursprung des Lebens“ von *Richard Dawkins*, welches mich auf die Idee zu diesem Vortrag gebracht hat. Die ausgewählten Ammoniten berichten über Dinge wie Fundort, Fundsituation oder das Vorgehen bei der Präparation. Bei jeder Geschichte geht es aber auch um wissenschaftliche Themen wie Entwicklung, Evolutionstrend, Funktionsweise von Schale, Siphon und Septen sowie um die Lebensweise. Beginnen wir also.



## Die Geschichte des *Perisphinctes*: Von den ersten Sammlern

Seit es Menschen gibt, sind ihnen die Steine mit den schönen Windungen aufgefallen. Sie fanden sie auf der Jagd oder bei der Feldarbeit, nahmen sie mit in ihre Behausungen und zeigten sie ihren Stammes- und Familienmitgliedern. Die planspiral aufgerollten Steine erinnerten an Schnecken- und Schneckenschalen, wollten aber trotzdem zu keinem bekannten Lebewesen richtig passen. Man sprach den „Ammonshörnern“ oder „Scherhörnern“ magische Kräfte zu. Griechen und Römer interessierten sich für Fossilien und stellten diese zum Teil in ihren Tempeln aus. Im Jahre 2004 kam bei Grabungen im antiken Augusta Raurica eine grosse Platte mit zahlreichen Gryphäen und einem Ammoniten (*Arietites* sp.) zum Vorschein<sup>2</sup>. Der Kalksteinblock stammt aus den „Arietenschichten“ (Beggingen-Member), die in der Gegend teilweise aufgeschlossen sind, in Augusta Raurica selbst aber nicht vorkommen und auch nicht zu Bauzwecken verwendet wurden. Die Fossilienplatte war, mit einer Kante zur Mauer hin, in den antiken Fussboden eines römischen Gebäudes eingepasst worden und diente vermutlich als Schmuck und Anschauungsobjekt.



*Perisphinctes*  
Birmenstorf-Member  
Oxfordium  
Tegefelden  
Ø 10 cm,  
Sammlungs-  
nummer (#) 1646

Die Bezeichnung „Ammonit“ geht auf den römischen Gelehrten Plinius des Älteren zurück. Plinius beschrieb in seiner „*Historia Naturalis*“ die in der Oase Ammonium (heute Siwa, Ägypten) gelegene Tempelanlage und Orakelstätte des Ammon (auch Amun oder Hammon). Die dort gefundenen „*Cornua Ammonis*“ würden zu den heiligsten Steinen Äthiopiens zählen, seien von goldener Farbe und würden, das Bild eines Widderhorns zeigend, zu weissagerischen Träumen anregen.



Ammon war von einer lokalen Gottheit der Stadt Theben zum bedeutendsten Gott des alten Ägyptens aufgestiegen. Im mittleren Reich (ca. 2137–1781) wurde Ammon als Reichsgott und in Verbindung mit Re als Sonnengott Amun-Re verehrt. Später identifizierten ihn die Griechen mit Zeus und die Römer mit Jupiter. Eine der Erscheinungsformen des Ammon war der Widder als Gott der Herden und Weiden und deren Fruchtbarkeit. Ammon bzw. Zeus und Jupiter werden daher gelegentlich mit Widderhörnern dargestellt. Allerdings ist umstritten, ob die von Plinius erwähnten „Steine, die das Widderhorn“ zeigen, tatsächlich Ammoniten waren. So könnte es sich auch um die Steinkerne von Schnecken der Gattung *Natica* gehandelt haben. Jedenfalls übertrug sich die Bezeichnung *Cornua Ammonis*<sup>3</sup> auf die Ammoniten, wobei der Naturforscher Johann Jakob Scheuchzer der erste war, der 1718 die deutsche Bezeichnung *Ammonshorn* verwendete<sup>4</sup>.

Links: Die Zeichnung aus „*De omni rerum fossilium genere*“ (1565) zeigt, wie Conrad Gessner sich das Ammonshorn des Plinius vorstellte

**„Es ist aus bisheriger Beschreibung klar zu ersehen, dass diese Steine alle wahrhafte Schnecken gewesen und nicht in der Erden durch ich weiss nicht was von einem Archeum gebildet wurden.“**

**Johann Jakob Scheuchzer**

Für den Diluvianisten Scheuchzer handelte es sich bei Ammoniten um Schnecken, die bei der Sintflut „in die Höhe getrieben wurden“ Damit erkannte er, dass Fossilien Überreste früher Lebewesen waren und es sich nicht um anorganische Bildungen handelte, die in der Erdkruste oder in Folge von Mineralisationsprozessen entstanden waren. Bemerkenswert ist, dass Scheuchzer die „Ammonshörner“ in Bezug brachte zu rezenten Nautiliden und vor allem zu Spirula. Er bildete auch ein vermutlich rezentes Posthörnchen aus „Ostindien“ ab. Da er aber vermutlich nie ein lebendes Exemplar zu Gesicht bekam, konnte er nicht wissen, dass es sich bei diesem Objekt um das Innenskelett eines Tintenfisches und nicht um eine Schnecken- schale handelte.

## Die Geschichte des *Morrisiceras*: Über Mollusken und Cephalopoden



Der mittelgrosse, aufgeblähte und sehr engnablige *Morrisiceras* findet sich selten, scheint aber in einzelnen Gebieten des östlichen Aargauer Juras gehäuft aufzutreten. Der Ammonit ist Leitart für die Morrissi-Zone des mittleren Bathoniums. Das abgebildete Exemplar lässt sich zu *Morrisiceras comma* stellen, wobei es sich gemäss einer neuen Arbeit<sup>5</sup> um einen Morphotyp von *Morrisiceras morrissi* handelt. Zur gleichen Familie *Tulitidae* gehören die Gattungen *Bullatimorphites* und *Tulites*, deren Vertreter im Aargau ebenfalls vorkommen.

***Morrisiceras***  
Schelmenloch-Mb  
Bathonium  
Tegerfelden  
Ø 13 c, # 1900

haben und auch bis in kalte und alpine Klimazonen vorgestossen sind. Die Klasse der Muscheln lebt mit rund 10'000 rezenten Arten sowohl in Salz- wie auch in Süsswasser. Die restlichen Mollusken leben ausschliesslich in den Ozeanen. Die Stachelweichtiere verfügen über kein eigentliches Gehäuse. Die Verwandtschaft zeigt sich aber dadurch, dass die Vertreter dieses Unterstammes stachelförmige Aragonitnadeln zum Schutze ihrer Haut bilden. Bei der Klasse der Käferschnecken sind die Aragonitnadeln zu einem schalenartigen Panzer zusammengewachsen.

Ammoniten gehören zum Stamm der Mollusken, der acht rezente und ausgestorbene Klassen umfasst. Zahlenmässig am erfolgreichsten ist die Klasse der Schnecken, die als einzige Mollusken das Land erobert



***Tulites***  
Ifenthal-Fm  
Bathonium  
Auenstein  
Ø 5 cm, # 1560, 1613

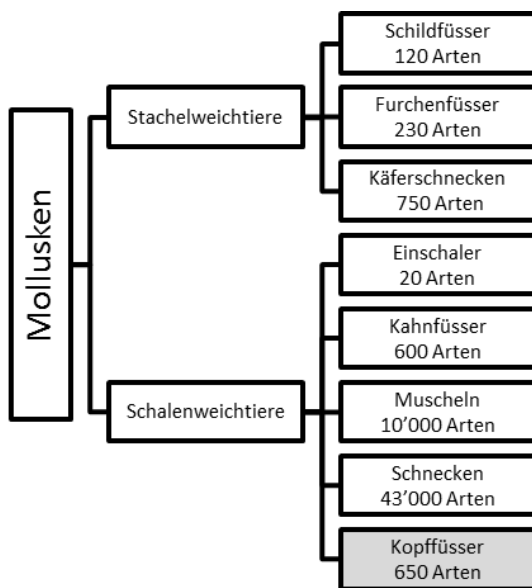
Die Klasse der Cephalopoden oder Kopffüsser hat den höchsten Entwicklungsstand im Stamm der Mollusken erreicht. Versuche bei Kraken und Sepia zeigen, dass diese Tiere über sehr gut entwickelte Sinnesorgane, ein zentrales Nervensystem und über ein Kombinations- und Lernvermögen verfügen, das denen von Wirbeltieren nicht nachsteht. Heute umfasst die Klasse die *Nautiloidea* und die *Coleoidea* („Tintenfische“ im weiteren Sinne) mit den beiden Gruppen der 10-armigen-Tintenfische (Kalmare, Sepia, Spirula) und den 8-Armigen Tintenfischen (Kraken und Vampir-Tintenfische). Ausgestorben sind die *Baktritoidea* und die *Ammonoidea*.

Eher überraschend ist, dass Cephalopoden auch im Vergleich mit anderen Mollusken nicht sehr alt werden. Die rezenten Arten scheinen nicht älter als 2 bis 3 Jahre zu werden.<sup>6</sup> Im Gegensatz dazu können Käferschnecken mehr als 10 Jahre leben. Westermann (1996) vermutete eine Lebenserwartung von ein bis zwei Jahren bei kleinwüchsigen Ammoniten (< 5 cm) und von 5 bis 10 Jahren bei grösseren Arten

Bekanntlich bildet unter den rezenten Cephalopoden nur Nautilus eine Aussenschale. Im Gegensatz zu den Ammonitengehäusen sind die Kammerscheidewände bei Nautilus aber einfach gebaut und der Siphon verläuft mehr oder weniger mittig. Aber auch bei den *Coleoidea* zeigt sich die enge Verwandtschaft zu den Ammoniten unter anderem am Gehäuse. Dieses liegt bei *Spirula* und *Sepia* innerhalb des Weichkörpers, ist aber ebenfalls gekammert, verfügt über einen Siphon und dient zweifellos als hydrostatisches Organ. Bei den Kalmaren ist das ursprüngliche Gehäuse reduziert zu einem aus Chitin aufgebauten, stabförmigen Endoskelett, das aufgrund seiner Form als Gladius (nach dem römischen Kurzsword) bezeichnet wird. Die vermutlich von den 10-armigen Tintenfischen abstammenden achtarmigen Kraken verfügen über kein Innenskelett mehr.

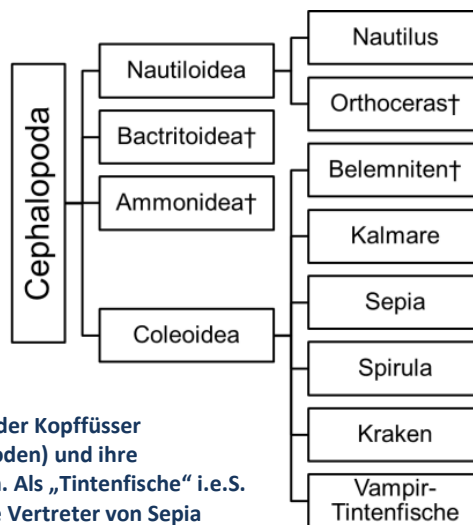


Phragmokon von *Spirula*, dem „Posthörnchen“



Der Stamm der Weichtiere (Mollusken) umfasst rund 55'000 rezente Arten

Bemerkenswert ist aber, dass die Weibchen von *Argonauta*, dem „Papierboot“, ein aus Calcit aufgebautes Gehäuse bilden. Dieses ist aber nicht gekammert und dient ausschliesslich als Behälter für das Gelege. Die *Argonauta*-Schale wird zudem nicht vom Mantel, sondern von Drüsen eines Armpaares abgesondert und ist nicht mittels Muskeln und Bändern mit dem Weichkörper verbunden.



Die Klasse der Kopffüßer (Cephalopoden) und ihre Ordnungen. Als „Tintenfische“ i.e.S. werden die Vertreter von *Sepia* bezeichnet



## Die Geschichte des *Ataxioceras*: Die Ursprünge der Ammoniten



*Ataxioceras* ist eine sehr formenreiche Gattung der späten Jurazeit (Kimmeridgium). Sie zählt zur Familie der *Perisphinctaceae*, unterscheidete sich aber vor allem durch die oft unregelmässige Berippung von den früheren Perisphincten. Im Aargauer Jura ist *Ataxioceras* im Baden-Member teilweise häufig.

### Der gemeinsame Vorfahre: *Plectronoceras*

Obwohl auch bezüglich der Abstammung der Ammoniten noch viele ungeklärte Fragen bestehen, wird heute mehrheitlich davon ausgegangen, dass sich die *Ammonoidea*, zu denen auch die eigentlichen Ammoniten gehören, im frühen Devon, also vor rund 400 Millionen Jahren, von den *Bacritida* abspalteten.

Doch beginnen wir früher, im Kambrium, zu einer Zeit

***Parataxioceas***  
Baden-Mb  
Kimmeridgium  
Mellikon  
Ø 8 cm, # 1985

also, in der sich das Leben vielfältig und in sehr unterschiedliche Richtungen entwickelte (Kambrische Radiation). *Plectronoceras*, ein nur wenige Zentimeter grosses Weichtier, gilt als gemeinsamer Vorfahre aller Kopffüsser. *Plectronoceras* zeigte bereits wesentliche Merkmale der nachfolgenden *Cephalopoden*: eine gekammerte Schale (Phragmokon) und einen Siphon. Die weitere Evolution führte im Ordovizium zu den Orthoceraten, die – wie der Name schon sagt (nach griechisch „orthos“ = gerade, aufrecht) - langgestreckte, gerade Aussenschalen hatten und zum Teil beträchtliche Grössen erreichten. Im frühen Devon trennte sich mit *Bacritida*<sup>7</sup> eine Entwicklungslinie von den *Orthoceratida* ab. *Bacrites* unterschied sich vor allem im Protoconch, also der ersten embryonalen Gehäusekammer von *Orthoceratida*. Die Anfangskammer war wesentlich kleiner und deren Spitze (Apex) war rundlich und abgesetzt.

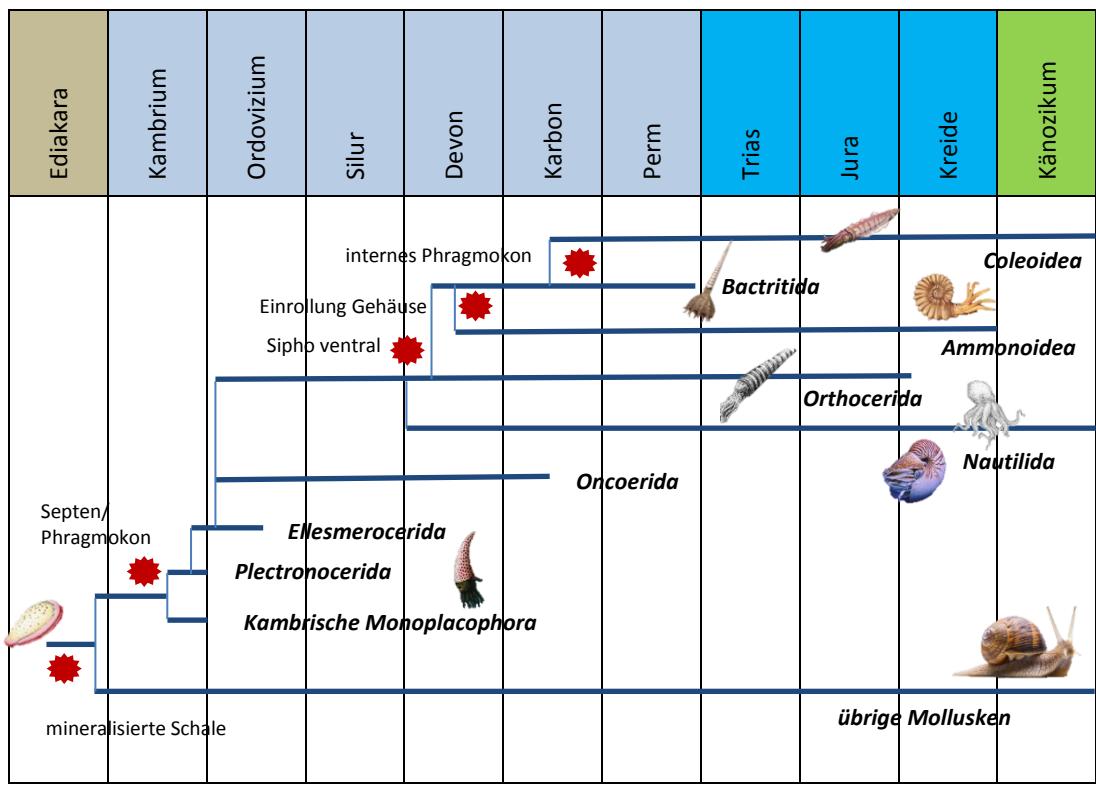
Im weiteren Verlauf der Entwicklung entstanden Formen mit leicht gebogenem Gehäuse (z.B. *Cyrtobacrites*). Aus diesen entwickelten sich im frühen Devon die ersten Vertreter der Unterklasse *Ammonoidea*. Kennzeichnend für diese frühen *Ammonoidea* ist eine vollständige, wenn auch zu Beginn offene Windung. Funde solcher Gehäuse stammen unter anderem aus Bundenbach im Hunsrück (*Metabacrites*, *Borivites*). Der Evolutionstrend führte somit von den gebogenen Gehäusen der *Bacritidae* über die offene Windung der frühesten *Ammonoidea* bis zur aufgerollten Spirale.



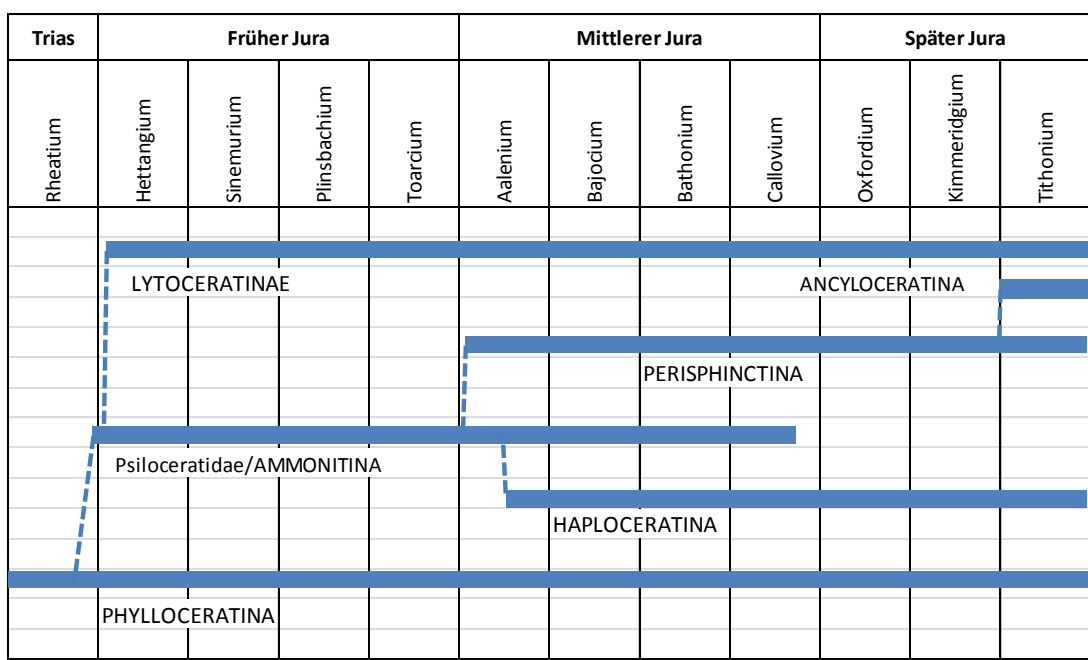
***Metabacrites fuchsi***  
frühes Devon  
Bundenbach

Wesentliche Entwicklungsschritte waren die mineralisierte Schale, die erstmals in der Ediacara-Fauna des Präkambriums auftrat und am Beginn der Mollusken-Evolution stand. Bereits im Kambrium entwickelte sich ein funktionstüchtiges gekammertes Phragmokon mit einem Siphon. Im Devon begann sich bei den *Ammonoidea* dieser Siphon auf die ventrale Seite zu verlagern und das Gehäuse rollte sich ein. Die *Coleoidea*, die ab dem späten Karbon in Erscheinung treten, bildeten das äussere Gehäuse schliesslich um zu einem internen Phragmokon.

Die Klasse *Ammonoidea* umfasst mehrere Ordnungen, die altersmässig und aufgrund morphologischer Merkmale, insbesondere der Form der Kammerscheidewände, zu drei Gruppen gestellt werden: Die Paläoammoniten („Gonatiten“), die vom Devon bis zum Perm lebten, die Mesoammoniten („Ceratiten“) der Trias und schliesslich die Neoammoniten der Jura- und Kreidezeit. Die letzteren wurden früher in die Ordnungen *Phylloceratida*, *Lytocerotida* und *Ammonitida* (Ammoniten im engeren Sinn), heute mehrheitlich in entsprechende Unterordnungen (*Phylloceratina*, *Lytocerotina*, *Ammonitina*) klassiert. In neueren Arbeiten werden die *Ammonitina* noch weiter aufgeteilt in die *Perisphinctina*, *Haploceratina* und *Ancyloceratina*, womit die Neoammoniten sechs Unterordnungen umfassen.



Phylogenetischer Stammbaum der Mollusken/ Ammonoidea; umgezeichnet nach Klug et al. 2015



Phylogenetik der Ordnung Ammonitida, umgezeichnet nach Yacobucci (2015)

## Die Geschichte des *Holcophylloceras*: Phönix aus der Asche



*Holcophylloceras manfredi* wurde von Opperl 1863 bestimmt<sup>8</sup>, vermutlich aufgrund eines Exemplares, das er von Casimir Moesch erhalten hatte. Als Fundort des Holotyps, der sich in der ETH Zürich befindet, wird der „Cheisacker“ bei Brugg angegeben, das Stück stammt somit wahrscheinlich aus dem dort gelegenen „Eisengraben“ (Gemeinde Möhntal). Jedenfalls erwähnte Moesch 1867<sup>9</sup>, dass er an dieser Lokalität „das Oppelsche Original von Ammonites Manfredi und viele andere seltene Dinge“ fand.

*Holcophylloceras*  
Birmenstorf-Mb  
Oxfordium  
Elfingen  
Ø 4 cm, # 1840

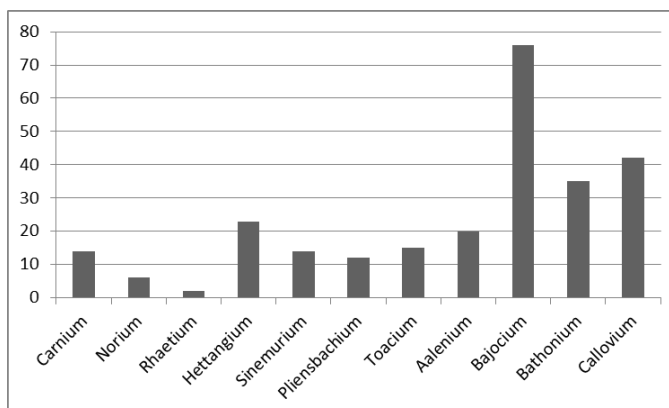
Am Ende der Trias standen die Ammoniten am Rande des Aussterbens. Schwerwiegende globale Umweltveränderungen, vermutlich ausgelöst durch weiträumigen Flutbasalt-Vulkanismus, führten an der Trias/Jura-Grenze vor 201,6 Mio. Jahren zu einem Massenaussterben, das rund 50% aller marinen Gattungen betraf. Lediglich die Phylloceraten überlebten mit wenigen Gattungen diesen Faunenschnitt. Der Grund für ihr Überleben lag möglicherweise in ihrer geringen Spezialisierung und der weiten Verbreitung. Ihr Lebensraum war der offene Ozean, auf den sich die Umweltveränderungen möglicherweise weniger stark auswirkten als auf die Flachwasserbereiche der Schelfmeere.

Was folgte, ist bemerkenswert, aber für massive Faunenschnitte nicht ungewöhnlich: Die Ammoniten erholten sich rasch und das Beinahe-Ende war der Beginn einer Radiation in der frühen Jurazeit. Begünstigt durch bessere Lebensbedingungen und einen Anstieg des Meeresspiegels gelang es den Ammoniten, die verschiedenen Lebensräume und ökologischen Nischen neu zu besiedeln. Am Beginn dieser Entwicklung stand ein unscheinbarer Ammonit: *Psiloceras*. Die Gattung, die sich von den Phylloceraten (genauer: von *Rhacophyllites*) abtrennte, gilt als Vorfahre aller Vertreter der Unterordnungen *Ammonitina* und *Lytocerotina*<sup>10</sup>. Dazu könnte die planktonische Lebensweise dieses kleinen Ammoniten beigetragen haben. Durch Strömungen konnte er sich rasch verbreitete.

rechts: Holotyp des  
*Holcophylloceras*  
*manfredi*,  
Sammlung  
ETH Zürich



Allerdings wurde die Biodiversität der Trias erst wieder im Bathonium/Callovium erreicht, zumal gegen Ende der frühen Jura, im Toarcium, vor rund 182 Millionen Jahren, eine erneute Krise die Ammoniten-Entwicklung zurückwarf. Es dauerte somit 30 bis 40 Millionen Jahre, bis die Ammoniten das Massenaussterben vollends überwunden hatten.



Stand am Beginn der Entfaltung:  
*Psiloceras spelae tirolicum*



**Ammoniten-Gattungen pro Millionen Jahre**

Quelle: Longridge & Smith 2015



## Die Geschichte des *Taramelliceras*: Pioniere der Ammonitenforschung

Im Aargauer Jura ist nur ein Vertreter der Gattung *Taramelliceras* häufig: *Taramelliceras callicerum* findet sich in fast jedem Aufschluss des Birmenstorf-Members (Oxfordium). Es überrascht daher nicht, dass auch der Holotyp dieser Art aus dem Aargau stammt. Weitere Vertreter der langlebigen Gattung, die vom Callovium bis zum mittleren Tithonium vorkommt, finden sich nur gelegentlich im Herznach- und im Baden-Member. Demgegenüber gehören Taramelliceraten (u.a. *costatum* und *comptum*) im Kimmeridgium des Schaffhauser Randen und der Schwäbischen Alb zu den häufigen Funden.



***Taramelliceras callicerum***  
**Birmenstorf-Mb**  
**Oxfordium**  
**Ueken, „Hübstel“**  
**Ø 6,5 cm, # 2226**

Einer der ersten, der Fossilien anschaulich mit Hilfe von Holzschnitten darstellte, war der Universalgelehrte Conrad Gessner. In seinem Todesjahr, 1565, veröffentlichte er in seinem Sammelband „*De omni rerum fossilium genere*“ verschiedene Abbildungen von Fossilien, darunter auch Ammoniten. Die Objekte stammten aus seiner eigenen Sammlung, teilweise aber auch aus derjenigen des deutschen Mediziners und Naturforschers Johannes Kenntmann. Unter dem Begriff „Fossilien“ verstand Gessner nicht nur Versteinerungen, sondern alle Objekte, die aus der Erde ausgegraben werden konnten. So bildete er z.B. auch prähistorische Steinbeile ab.



Johann J. Scheuchzer, auf den hier früher bereits eingegangen wurde, bildete 1718 zahlreiche Fossilien detailgetreu ab. Viele dieser Fossilien stammten aus dem Aargauer Jura; unter anderem erwähnte er als Fundstellen Baden, Leuggern, Böttstein, das Fricktal und die Lägern.

**Waren oft nicht der gleichen Meinung:**  
**F.A. Quenstedt**  
**und A. Oppel**

Die zweite Hälfte des 19. Jahrhunderts brachte einen

Durchbruch in der Ammonitenforschung, unter anderem dank den Arbeiten von Friedrich August Quenstedt und Albert Oppel. Die beiden deutschen Wissenschaftler verwendeten dabei auch Fossilien aus dem Aargau. Vor allem die damaligen Fundstellen in den Weinbergen von Birmenstorf lieferten zahlreiche Ammoniten. Sowohl Quenstedt wie auch Oppel sammelten dort persönlich. Quenstedt beschrieb unter anderem „*Ammonites transversarius*“ aus Birmenstorf (vgl. die Geschichte des *Gregoriceras*).

Eine häufige Art aus dem Birmenstorfer „Nettel“ bezeichnete Quenstedt als „*Ammonites flexuosum discus*“. Doch sein Schüler Albert Oppel benannte die Art neu als „*Ammonites calliceras*“, was Quenstedt, wie so oft, nicht nachvollziehen konnte.

Für die Beschreibung der Art verwendete Oppel ein Stück aus der Sammlung von Casimir Moesch, der sich intensiv mit der Erforschung der Geologie und der Fossilien des Aargaus beschäftigte. Der Ammonit befindet sich heute als Holotyp in der Sammlung der ETH Zürich.

**Der Holotyp von**  
***T. callicerum*,**  
**Sammlung ETH Zürich**



## Die Geschichte des *Gregoriceras*: Über die Leitammoniten



Der Ammonit mit seinem auffälligen Rippenbild gilt als Leitfossil für die Transversarium-Zone. Doch *Gregoriceras* ist im Aargauer Jura selten, obwohl entsprechende Schichten an vielen Stellen aufgeschlossen sind. Trotz jahrelanger Suche sind mir bisher erst wenige Funde und nur von kleinen Exemplaren geglückt.

***Gregoriceras***  
**Birmenstorf-Mb**  
**Oxfordium**  
**Tegerfelden**  
 Ø 3,5 cm, # 2002

Der britische Geologe William „Strata“ Smith (1749 bis 1839) hatte erkannt, dass manche Fossilien nur in bestimmten Schichten zu finden sind. Er nutzte diese Erkenntnis, um weit entfernt liegende Gesteinsschichten zu korrelieren. Damit legte er den Grundstein für die Stratigraphie. Später prägte Leopold von Buch (1774 – 1853) den Begriff „Leitfossilien“. Der Franzose Alcide d’Orbigny (1802 bis 1857) unterteilte die Jura-Zeit und definierte chronostratigraphische Stufen, deren Namen auch heute noch verwendet werden (u.a. Kimmeridgium, Oxfordium, Callovium). Diese Stufeneinteilung wurde durch Albert Oppel (1831 – 1865) verfeinert. Oppel teilte den Jura in 36 biostratigraphische „Zonen“ ein. Seine Arbeiten waren ausschlaggebend für die heutigen Biozonen und Subzonen. Eine Übersicht über die Biozonen der Jurazeit ist im Anhang enthalten.

**Alcide Dessalines**  
**d’Orbigny**  
 1802 - 1857

Leitfossilien sollten nur während einer kurzen Zeitspanne gelebt haben, dabei aber geografisch weit verbreitet sein und in möglichst unterschiedlichen Lebensräumen vorkommen. Zudem sollten Leitfossilien leicht bestimmbar und häufig zu finden sein. Leider trifft vor allem Letzteres oftmals nicht auf die Verhältnisse im Aargauer Jura zu, insbesondere auch nicht auf *Gregoriceras transversarium*, das Leitfossil für die Transversarium-Zone der späten Jura (Oxfordium). Für die Korrelation der Biozonen wird daher oftmals nicht nur auf die Namen gebenden Ammoniten abgestützt, sondern es werden andere, weiter verbreitete Arten herangezogen. So beginnt die Jurazeit per Definition vor 201.3 Millionen Jahren (+/- 0,6 Mio.) mit dem ersten Auftreten von *Psiloceras spelae*, einer Art, die sich in den österreichischen Alpen, aber auch in den USA (Nevada) oder in Peru findet. Die entsprechende Zone wird aber nach *Psiloceras planorbis* benannt.



***Sutneria***  
***platynota***,  
 Leitfossil für die  
 Platynota-Zone  
 (Tethys) des  
 Kimmeridgium



**Merishausen SH,**  
**Fund: Heinz Bai**

Seit dem Bathonium sind im europäischen Raum zwei verschiedene Lebensbereiche erkennbar, welche Arten der Tethys und subboreale Arten des Nordmeeres umfassen (vgl. dazu die Geschichte des *Macrocephalites*). Bei der Festlegung der Biozonen wurde dies berücksichtigt. So gehört beispielsweise die Schellenbrücke-Bank des Fricktals zur subborealen Cordatum-Zone (nach *Cardioceras cordatum*). Die zeitgleiche Tethys-Zone wird nach dem kleinen Ammoniten *Proscaphites paturattensis* benannt. Im Aargauer Jura kommen beide Arten vor.

Die Art *Tmetoceras scissum* ist aufgrund ihre geografisch weiten Verbreitung eine wichtige Leitart für die Murchisonae-Biozone der Tethys. Erwähnenswert ist zudem, dass *Tmetoceras* als möglicher Vorfahre der entrollten Spiroceraten der Mittleren Jura gilt.



## Die Geschichte des *Rugiferites*: Die Lebensweise der Ammoniten

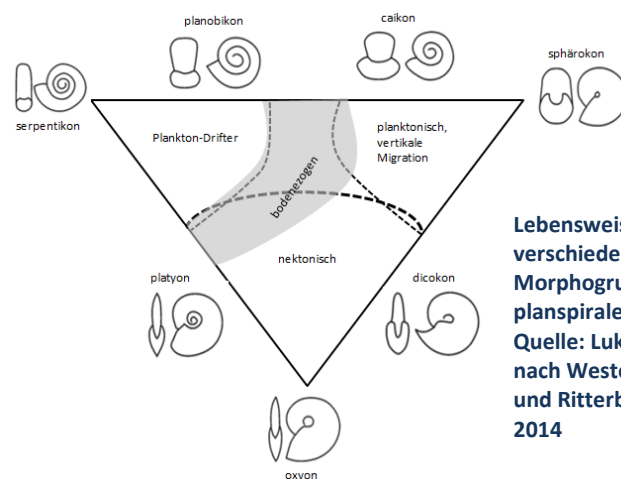
In das Kapitel Zufallsfund fällt dieses Exemplar eines *Tulites* (*Rugiferites*). Der Ammonit lag im Schutt eines alten, längst verfallenen Steinbruches, der vermutlich schon zur Römerzeit<sup>11</sup> für die Gewinnung von Bruchsteinen genutzt wurde. Die Präparation der tief liegenden engen Innenwindungen gestaltete sich schwierig (abwechselnder Einsatz von Stichel und Sandstrahler).



***Tulites***  
**(*Rugiferites*)**  
**Schelmenloch-Mb**  
**Bathonium**  
**Döttingen**  
**Ø 10 cm, # 1707**

Seit langem diskutieren Ammonitenforscher über die Lebensweise dieser Tiere. Vor allem geht es dabei um die Frage, ob die Ammoniten wie Schnecken am Meeresboden gelebt haben (benthonisch) oder ob sie sich, wie ihre engeren Verwandten, mehr oder weniger frei in der Wassersäule bewegten (nektonisch). Auch heute noch lässt sich diese Frage nicht mit absoluter Sicherheit beantworten, zumal auch über die Form des Weichkörpers nur spekuliert werden kann. Vieles spricht aber für eine nektonische Lebensweise der Ammoniten: Fossilien in Gesteinsschichten, die in anörobem, lebensfeindlichem Milieu des Benthos entstanden oder das Fehlen von Spurenfossilien, die zu erwarten wären, wenn Milliarden von Ammoniten während Jahrmillionen auf dem Meeresboden herumgekrochen wären. Vor allem aber das Gehäuse selbst: Weshalb der komplexe Aufbau mit Septen, Gas gefüllten Kammern und Siphon, wenn das Gehäuse nicht zur Regulierung des Auftriebes gedient hätte? Dies schließt aber ein Habitat direkt über dem Benthos (neko-benthonisch) nicht aus. Lehmann (1976) vertrat die Ansicht, Ammoniten hätten überwiegend eine bodenbezogene Lebensweise geführt. Nur auf diese Weise seien die Formenvielfalt und der ausgeprägte Provinzialismus der Ammoniten zu erklären. Der Meeresgrund bot Nahrung und die Möglichkeit, sich vor Fressfeinden zu verstecken. Lehmann (1976) vermutete, dass die massiven Unterkiefer (Aptychen) von *Aspidoceras* zum Aufwühlen des Meeresbodens eingesetzt wurden. Eine andere Meinung vertritt Westermann (1996), der je nach Größe und Gehäuseform von einer planktonischen, nektonischen oder neko-benthonischen Lebensweise ausgeht.

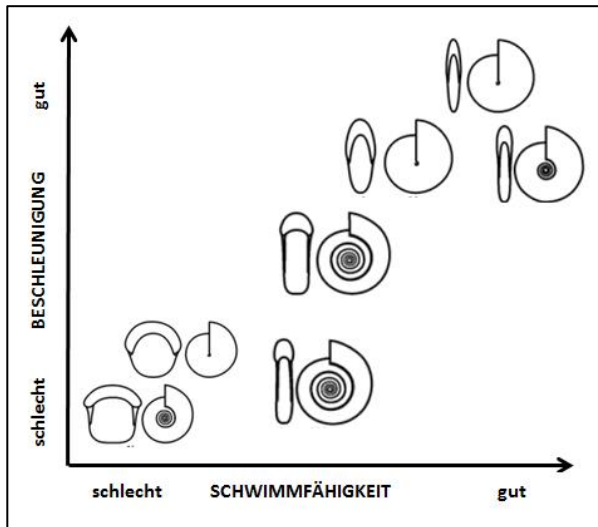
Neuere Untersuchungen versuchen, die Frage des Lebensraumes mit Hilfe von Isotopen zu klären. Beim Aufbau des Aragonits (Calciumcarbonat,  $\text{CaCO}_3$ ) der Schale wird Sauerstoff aus dem Meerwasser eingelagert. Das Verhältnis<sup>12</sup> des schwereren Sauerstoffisotops  $^{18}\text{O}$  zum Isotop  $^{16}\text{O}$  lässt Rückschlüsse zu auf die Wassertemperatur und damit auf die Meerestiefe, in welcher die Kalkschale gebildet wurde. Das Verfahren beinhaltet aber noch einige Unsicherheiten, unter anderem ist der Temperaturverlauf in der Wassersäule



**Lebensweise der verschiedenen Morphogruppen planspiraler Ammoniten;**  
**Quelle: Lukeneder 2015, nach Westermann 1996 und Ritterbush et al. 2014**

der Meere des Erdmittelalters nicht bekannt. Die Ergebnisse solcher Isotopenuntersuchungen lassen mehrheitlich darauf schließen, dass Ammoniten während ihrer Entwicklung unterschiedliche Wassertiefen bevorzugten. Einzelne Arten scheinen zu Beginn der Entwicklung in warmem, flachem Wasser gelebt zu haben, in der Jugend in tiefere Bereiche abgestiegen und im ausgewachsenen Stadium wieder in weniger tiefes Wasser aufgestiegen zu sein. Bei anderen Arten verlief die Entwicklung umgekehrt. Anzumerken ist aber, dass andere aktuelle Studien<sup>13</sup> aufgrund ähnlicher Untersuchungen zum Schluss gelangen, die Lebensweise der Ammoniten sei überwiegend und während allen Lebensphasen neko-benthonisch gewesen.





Insgesamt spricht einiges dafür, dass Ammoniten nach einer anfänglich planktonischen Phase der Ammonitenbrut, sehr unterschiedliche Lebensbereiche und Wassertiefen besiedelt haben. Die Lebensweise war demnach sowohl planktonisch, nektonisch wie auch nekto-benthonisch. Gut möglich sind zudem auch vertikale Migrationen in der Wassersäule während des Tages, wie dies vom rezenten Nautilus bekannt ist, der nachts in geringere Wassertiefen aufsteigt. Die Besiedlung unterschiedlicher Habitate erklärt auch die grosse Formenvielfalt der Ammoniten.

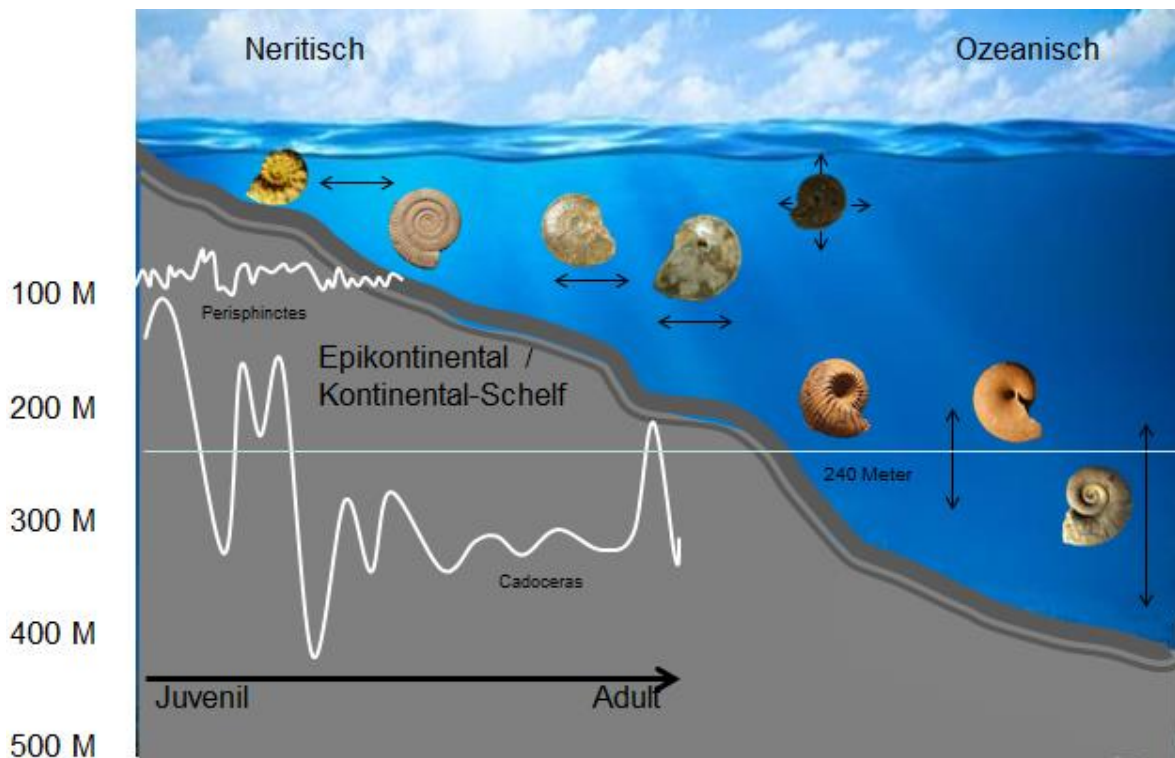
Ammoniten verfügten vermutlich über einen Trichter, der ihnen mit Hilfe des Rückstossprinzips aktive Schwimmbewegungen in alle Richtungen erlaubte. Das Schwimmverhalten und die Fähigkeit zur

**Fähigkeit zum aktiven Schwimmen und Beschleunigen in Abhängigkeit von der Gehäuseform;**

Beschleunigung waren dabei von der Form des Gehäuses, des Trichters und der Ausstosskapazität abhängig. Forschungsergebnisse kommen zum Schluss, dass hochmündige, involute (oxykone) Gehäuse am besten geeignet zum relativ schnellen Schwimmen und zur Beschleunigung waren. Schlecht geeignet für aktives Schwimmen waren aufgeblähte, cadikone Gehäusetypen.

**Quelle: umgezeichnet nach Naglik et al. 2015**

Nicht abschliessend beantworten lässt sich die Frage, ob zwischen der Gehäuseform und dem Lebensbereich (namentlich Meerestiefe und Wasserdruck, aber auch Salzgehalt und Temperatur) ein Zusammenhang bestand. Die Mehrzahl der Studien geht davon aus.



Hypothetische Lebensbereiche verschiedener Ammonitengattungen, abgeleitet aufgrund von Isotopen-Untersuchungen. Die zwei Kurven zeigen die bevorzugte Wassertiefe von *Perisphinctes* und *Cadoceras* vom Jugend- bis zum Erwachsenenstadium. Quelle: umgezeichnet nach Lukeneder 2015

## Die Geschichte des *Ludwigia*: Das Gehäuse – ein hydrostatischer Apparat

*Nomen est omen*. Der Ausspruch scheint für die Fundstelle dieser Ammoniten, den Tiersteinberg oberhalb von Gipf-Oberfrick, zu gelten. Auch der Grundsatz „Vergiss nie eine Fundstelle“ bewahrheitete sich hier. Erstmals nach vielen Jahren suchte ich die teilweise schwer zugängliche Gegend im Januar 2019 wieder einmal ab. Mit Erfolg. Sichelripper wie *Ludwigia* und *Graphoceras* sind typische Vertreter der leicht eisenoolithischen Kalksteinbänke, die an den steilen Flanken oberhalb des Opalinustons anstehen.



Schalen sind im Stamm der Mollusken, bzw. dem Unterstamm der Schalenweichtiere weit verbreitet, wobei bei den rezenten Vertretern der Kopffüßer (Cephalopoden) nur Nautilus eine äussere Schale bildet. Innere Schalen haben zudem das „Posthörnchen“ (*Spirula*) und die eigentlichen Tintenfische (der Schulp des *Sepia*). Bei den Kalmaren ist die innere Schale reduziert auf den schmalen Gladius.

Die Schale der Ammoniten bot einen gewissen Schutz vor Fressfeinden und die Verteidigungsfunktion stand vermutlich am Beginn der Schalenevolution. Bei Muscheln, Schnecken und anderen Weichtieren dient die Schale auch heute noch nahezu ausschliesslich dem Schutz des Tieres (einmal abgesehen von gewissen Muscheln, die sich mittels Zusammenpressen der Schalen auch fortbewegen können). Bei den Ammoniten übernahm die Schale, die etwa 15% - 20% der Gesamtmasse<sup>14</sup> des Tieres ausmachte, aber eine weitere wichtige Funktion: mit der Schale bzw. dem Gehäuse konnte der Auftrieb und die Lage reguliert werden, sie war also ein hydrostatischer Apparat.

Dass ein osmotischer Mechanismus das Grundprinzip ist, das den Cephalopoden ermöglicht, die Flüssigkeit aus den Gehäusekammern abzupumpen, wurde erstmals 1943<sup>15</sup> bei *Spirula* beobachtet. Die gegenüber dem Meerwasser tiefere Salzkonzentration der Kammerflüssigkeit bewirkt einen osmotischen Druck, durch den das Wasser in Richtung der höheren Salzkonzentration aus der Kammer abfließt. Das zurückbleibende Vakuum wird mit Gasen aus dem Blut des Tieres (vor allem Stickstoff) aufgefüllt. Die Wirkung der Osmose ist hingegen vom hydrostatischen Druck abhängig. Mit zunehmender Wassertiefe wirkt dieser dem osmotischen Druck entgegen und verhindert einen weiteren Abfluss des Wassers. Bei *Nautilus pompilius* werden die Kammern unter einer Tiefe von 250 Metern wieder mit Wasser gefüllt. Die Tiere steigen daher periodisch auf etwa 200 Meter auf, um die Kammerfüllungen neu zu kalibrieren<sup>16</sup>. Andererseits verbringt *Spirula* nur einen kleinen Teil seines Lebens in Wassertiefen von weniger als 250 Metern. Eigentlich müssten die Kammern daher volllaufen, doch offenbar ist *Spirula* in der Lage, den Wasserdruck zu überwinden. Die Erklärung liegt in einem durch Mitochondrien unterstützten lokalen Osmosesystem. Die Mitochondrien produzieren Energie<sup>17</sup>, die für den aktiven Transport von Na<sup>+</sup> Ionen<sup>18</sup> durch die Membran verwendet wird. Mit dieser „Salzpumpe“ ist es möglich, auch in Tiefen von mehr als 250 Metern Flüssigkeit aus den Kammern abzuleiten.

Ammoniten waren auch in der Lage, Flüssigkeit in die Kammern zu pumpen und auf diese Weise dem Auftrieb entgegenzuwirken. Dies war unter anderem im Falle eines teilweisen Verlustes der Wohnkammer-Schale (z.B. nach einem Angriff eines Fressfeindes) lebensnotwendig. Durch den Masseverlust wäre der Ammonit ansonsten unkontrolliert bis zur Wasseroberfläche aufgestiegen<sup>19</sup>. Vermutlich war die Kapazität, mit der Kammern wieder „geflutet“ werden konnten, bei den Ammoniten höher als bei *Nautilus*<sup>20</sup>, was auf die stark verfalteten Septen zurückzuführen sein dürfte.

Für rasche Veränderungen des Auftriebes, etwa für eine Flucht vor Fressfeinden, reichte die osmotische Pumpe trotzdem nicht aus. Der lebende *Nautilus* ist in der Lage pro Tag maximal 1 ml Flüssigkeit pro Kammer abzupumpen.<sup>21</sup> Die Auffüllrate ist etwa doppelt so hoch.

*Ludwigia*  
Sissach-Mb  
Aalenium  
Tiersteinberg  
Ø 7,5 cm # 2251/52

## Die Geschichte des *Emileia*: Von Septen und Sipho



*Emileia*  
Brüggli-Mb  
Bajocium  
Galten  
Ø 19 cm, # 313

Es war im Dezember 1995, als ich etwas unterhalb des Cheisachers im steilen Gelände auf diesen Ammoniten stiess. Viel zu präparieren gab es nicht, das hatte bereits die Natur erledigt. Der Beginn der Wohnkammer ist erkennbar (Pfeil). Das Gehäuse ist teilweise mit Muschelschalen bewachsen. *Emileia* gehört zur Familie der *Otoitidae*, die mit *Otoites* und *Emileia* lediglich zwei Untergattungen umfasst.

Damit die Schale als hydrostatischer Apparat funktionierte, war es erforderlich, diese aus voneinander getrennten Kammern aufzubauen und Flüssigkeit aus den Kammern abzupumpen. Im Laufe des Wachstums bauten Ammoniten daher zahlreiche Kammerscheidewände (Septen) auf. Dazu lösten sie – vereinfacht gesagt – den Weichkörper vom letzten Septum, zogen den Körper ein Stück vor und schieden eine neue Scheidewand aus, die mit Kaliziteinlagen (Aragonit) verfestigt

wurde, während das Tier gleichzeitig das Vorderende der Wohnkammer verlängerte.

Die einzelnen Septen waren vermutlich mit einer organischen Membran überzogen, die wie ein Fließblatt wirkte. Durch die Membran wurde Flüssigkeit aufgrund des osmotischen Drucks aus der Kammer zum Siphon geleitet.

Der Siphon war ein dünnes Rohr, welches alle Kammern des Phragmokons durchlief und in der Wohnkammer endete. Auch die heute noch lebenden Kopffüßer mit gekammelter Innen- oder Aussenschale (*Sepia*, *Spirula* und *Nautilus*) besitzen einen Siphon. Während beim rezenten *Nautilus* der Siphon mittig liegt, verlief der Siphon bei den meisten Ammoniten entlang der Aussenseite des Gehäuses. Durch diese Lage resultierten eine maximale Länge und damit eine maximale Oberfläche des Siphons, welche zum Gas- und Flüssigkeitsaustausch zur Verfügung stand. Nur bei den Clymeniden des späten Devons lag der Siphon an der Innenseite. Diese Gruppe von Ammoniten kompensierte den kürzeren Siphon dadurch, dass dieser deutlich dicker war und damit einen grösseren Umfang aufwies.

Auf Steinkernen ist oftmals die Kontaktlinie der Septen mit der Innenseite der Gehäusewand erkennbar. Diese werden als Lobenlinien oder Sutura bezeichnet, wobei die zur Mündung hin gewölbten Abschnitte als Sättel und die zur Anfangskammer hin gebogenen als Loben bezeichnet werden. Bei den Neoammoniten sind die Lobenlinien wesentlich stärker zerschlitzt als bei deren Vorfahren, den Meso- und Paläoammoniten.



Anhand der Lobenlinien lassen sich bei Steinkernen die gekammerten Innenwindungen, das Phragmokon, von der ungekammerten Wohnkammer abgrenzen. Allerdings sind die Lobenlinien nicht immer deutlich sichtbar und bei einigen Funden ist daher nur schwer feststellbar, wo die Wohnkammer beginnt. Auch die Frage, ob die Gehäuse von ausgewachsenen, geschlechtsreifen Ammoniten stammen, lässt sich oft nur schwer beantworten. Neben der Gehäusegrösse gelten die Ausbildung eines deutlichen Mundsaums oder von Apophysen (beim Mikrokonch) als sicheres Zeichen. In der Literatur wird zudem oft die Lobendrängung erwähnt. Dabei sind die Abstände zwischen den letzten Septen im Vergleich mit den früher gebildeten deutlich verkürzt. Eine solche Verlangsamung des Wachstums ist aber nur bei wenigen Exemplaren meiner Sammlung erkennbar. Entweder handelt es sich somit in den meisten Fällen um Gehäuse juveniler Tiere oder die Lobendrängung ist selten entwickelt oder sichtbar.

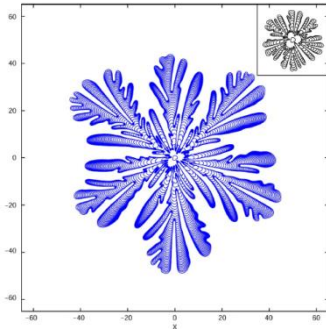
Erhaltener Siphon  
bei einem  
Ammoniten aus  
dem Herznach-Mb



Doch zurück zu den stark zerschlitzten Septen der Neoammoniten. Seit langem rätseln Ammonitenforscher über den Zweck dieser Verfaltung. Liegt der Grund in der Versteifung des Gehäuses, das dadurch erst in grösseren Tiefen Gefahr lief, vom Wasserdruck zerquetscht zu werden? Gegen diese Erklärung spricht aber, dass offenbar keine Korrelation zwischen dem Grad der Septenverfaltung und der Tiefe des Lebensraumes bestand. Obwohl Nautilus nur sehr einfach geformte Scheidewände besitzt<sup>22</sup>, liegt die Implosionstiefe seines Gehäuses bei rund 800 Metern, einer Tiefe also, die Ammoniten vermutlich nicht erreichen konnten.



Apophyse eines *Ataxioceras* (Bildmitte)



Oder konnte durch die stärkere Verfaltung Flüssigkeit gespeichert werden, ohne dass diese in den Kammern hin- und her schwappte und die Kontrolle der Lage erschwerte?

Vieles spricht dafür, dass in der mit der Verfaltung erreichten Oberflächenvergrößerung der Septen der entscheidende Vorteil bestand. Durch die grössere Membran, die zusammen mit dem Siphon als hydrostatisches Organ diente, waren ein rascherer Flüssigkeitsaustausch und damit eine schnellere Korrekturen des Auftriebs möglich.

links oben: Computer-Simulation der Saffman-Taylor Instabilität – Quelle: Fast & Shelley 2005



Die Lobenlinien bei diesem *Procerites* sind nur in den inneren Windungen, nicht aber über das gesamte Phragmokon gut erkennbar.

Auch über die Mechanismen, die bei der Bildung der Septen wirkten, bestehen unterschiedliche Theorien. Das Modell der Bindungspunkte<sup>23</sup> leitet die Septenform von Spannkraften ab, die auf die elastische Membran zu Beginn der Septenbildung wirkte. Die Membran war demnach artspezifisch an bestimmten Punkten an der Gehäusewand befestigt. Durch hydrostatischen Druck verformte sich die Membran zu Loben und Sätteln, wobei die Verfaltung mit zunehmender Anzahl von Bindungspunkten komplizierter wurde.

Ebenso könnten sich die Gehäusegrösse und -form auf die Kammerscheidewände ausgewirkt haben. Das Model der „viskosen Fingerbildung“<sup>24</sup> erklärt die komplexe Form der Septen mit Vorgängen der Strömungsmechanik. Bei dem auch als *Saffman-Taylor Instabilität* bekannten Phänomen führen dynamische Prozesse zwischen zwei Flüssigkeiten unterschiedlicher Viskosität (Zähflüssigkeit) zur Bildung von Mustern (vgl. Abbildung oben).

## Die Geschichte des *Hecticoceras*: Kovariation und Evolution



*Hecticoceras*  
(*Lunuloceras*)  
Ifenthal-Fm  
Callovium  
Bad Zurzach  
Ø 1,5 cm, # 707

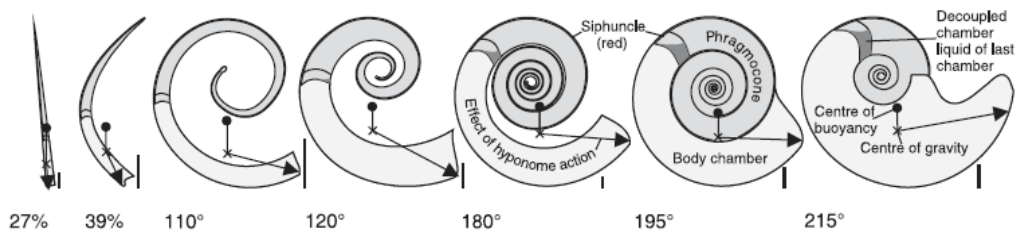
Der kleine Ammonit ist teilweise mit einer gelb-glänzenden Schicht aus Limonit überzogen. Solche Funde sind charakteristisch für geringmächtige Gesteinsschichten des späten Calloviums. Der *Hecticoceras* schaffte es 1999 auf das Titelbild des Schweizer Strahlers.

1892 notierte der englische Paläontologe Buckman in seiner Studie über die Ammoniten des Bajociums in Dorset Beobachtungen, die heute als *Buckman's Regeln der Kovariation* bezeichnet werden. Buckman hatte

festgestellt, dass zwischen bestimmten Charakteristiken der Schale eng verwandter Ammoniten ein Zusammenhang besteht. *Je weitnabliker eine Schale ist, desto breiter ist der Querschnitt und desto stärker ist die Skulptur (Rippen, Knoten) der Schale (1. Regel der Kovariation)*. Obwohl es sich nicht um eine unabänderliche Gesetzmässigkeit handelt, lässt sich diese Kovariation bei vielen Arten und über lange geologische Zeiträume hinweg beobachten. Innerhalb der Variationsbreite einer Art bestehen offenbar fließende Übergänge von breiten, weitnabliken (evoluten) Formen mit groben, weitstehenden Rippen hin zu schmalen, engnabliken (involuten) Formen mit feinen, engstehenden (oder fehlenden) Rippen. Bei Arten mit Geschlechtsdimorphismus zeigen oftmals Mikrokonch und Makrokonch Schalenformen, welche dieser Entwicklung folgen. Ein weiterer Zusammenhang besteht zwischen der Gehäuseform und der Suture. *Je schmaler der Querschnitt desto stärker sind die Lobenlinien verfalzt (2. Regel der Kovariation<sup>25</sup>)*.

Buckman's Regeln der Kovariation beziehen sich auf Variationen innerhalb der gleichen Art. Aber auch innerhalb von Ammonitengruppen, die auf einen gemeinsamen Vorfahren zurückzuführen sind (Kladen), lassen sich teilweise bestimmte Trends bei deren Entwicklung beobachten. Kleinwüchsige, evolute, breite Formen mit kräftigen Rippen und einfacher Suture entwickelten sich zu grosswüchsigen, involuten, schmalen Formen mit feinen Rippen und zerschlitzter Suture. Wie der Name sagt handelt es sich dabei um einen Trend, dem bei weitem nicht alle Gruppen systematisch folgten. Auch gegenläufige Tendenzen sind nicht selten. So entrollten bekanntlich verschiedene Ammonitengruppen ihre Gehäuse während der Entwicklung wieder (heteromorphe Ammoniten des mittleren Juras und der Kreidezeit).

Entwicklung der  
Gehäuse-  
morphologie und  
deren Auswirkung  
auf Auftrieb und  
Position der  
Kammeröffnung –  
Quelle: Monnet et  
al. 2015

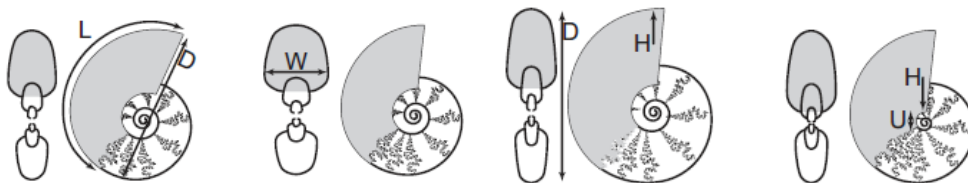


Welche Mechanismen diese Kovariation von Schalenform, Ornamentation und Lobenverfaltung verursachen, sind nicht abschliessend geklärt, obwohl es nicht an Erklärungsversuchen mangelt. Das gleiche gilt für die Evolutionstrends. Die natürliche Selektion wird dabei eine wesentliche Rolle gespielt haben. Die Einrollung der Schale veränderte den Schwerpunkt und damit die Schwimmelage, was zu besseren Schwimmeigenschaften führte. Denkbar ist auch eine Anpassung an unterschiedliche Umweltbedingungen, namentlich die Wassertiefe, in der sich die Tiere vorzugsweise aufhielten. Oberhalb der Wellenbasis, also in Bereichen mit hoher Wasserenergie war eine robustere Form mit breitem Querschnitt und Rippen vorteilhaft, während im tieferen Wasser ein schmaler Querschnitt bessere Schwimmeigenschaften bewirkte. Versuche ergaben, dass oxykone Gehäuse einen geringeren Energieverbrauch beim Schwimmen verursachen.

Zyklische Umweltveränderungen wie Meeresspiegel- oder Klimaschwankungen als Auslöser würden die sich teilweise wiederholenden Evolutionstrends erklären.

Auch die Grössenzunahme, die wie bei vielen anderen Tiergruppen zu beobachten ist und als *Cope's Gesetz*<sup>26</sup> bezeichnet wird, lässt sich begründen mit dem Selektionsdruck und dem Konkurrenzkampf innerhalb der gleichen und zwischen unterschiedlichen Arten. Grössere Tiere dominieren tendenziell über kleinere, die Körpergrösse verbessert den Schutz gegen Fressfeinde<sup>27</sup>, eröffnet den Zugang zu mehr Beute und erhöht die Fortpflanzungsfähigkeit. Zudem schafft das kleinere Verhältnis zwischen Oberfläche und Volumen im grösseren Körper günstigere Stoffwechselbedingungen. Bei den *Ammonoidea* könnte das Grössenwachstum über Muskelmasse und Trichter auch zu besseren Schwimmeigenschaften und damit zu einem weiteren Selektionsvorteil geführt haben.

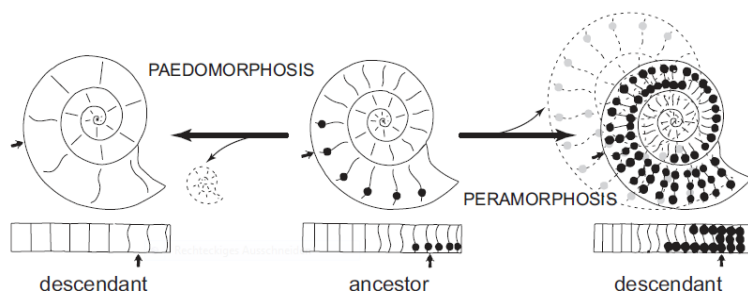
Evolutionstrends könnten teilweise aber auch durch rein bauliche Einschränkungen und Abhängigkeiten verursacht worden sein. So könnte die erste Regel von Buckman auf mechanische Zusammenhänge bei der Kompression der Schale in dorsoventraler Richtung (breiter Querschnitt) bzw. lateraler (schmäler Querschnitt) zurückzuführen sein. In vergleichbarer Weise könnte sich das Wachstum der Tiere ausgewirkt haben. Ein grösserer Weichkörper erforderte mehr Platz in der Wohnkammer. Durch die grössere Masse des Gehäuses wurden die Auftriebseigenschaften verändert, was Anpassungen der Schalenform erforderte. Mehr Platz in der Wohnkammer konnte erreicht werden durch a) eine Verlängerung der Wohnkammer, b) eine Breitenzunahme oder c) eine grössere Höhe der Wohnkammer. Im letzteren Fall liess sich mit einem engeren Nabel, also einer involuteren Form, eine Volumenzunahme erreichen, ohne gleichzeitig den Gehäusedurchmesser zu vergrössern.



**Schalenwachstum in Reaktion auf Grössenzunahme des Weichkörpers**  
- Quelle: Monnet et al. 2015

Mit anderen Worten ausgedrückt: Die Anpassung einer Eigenschaft durch natürliche Selektion kann die Abänderung weiterer Eigenschaften aufgrund baulicher Abhängigkeiten nach sich ziehen, wobei die letzteren somit nur mittelbar eine Anpassung an Umweltbedingungen darstellen.

Ein weiteres Phänomen, das sich bei Ammoniten beobachten lässt, ist die *Heterochronie*. Darunter wird das Auftreten von juvenilen („jugendlichen“) Merkmalen eines Vorfahren beim erwachsenen Nachfahren (*Pädomorphose*) bzw. die genau umgekehrte Sachlage (*Peramorphose*) verstanden. Bei der Pädomorphose sieht der ausgewachsene Nachfahre also wie ein zu gross geratenes Jugendexemplar des Vorfahren aus. Bei der Peramorphose erreicht der juvenile Nachfahre bereits das Erwachsenenstadium des Vorfahren. Heterochrone Evolution kann ausgelöst werden durch einzelne Mutationen bei Genen, welche Wachstumshormone steuern. Damit ist eine Reaktion auf sich ändernde Umwelteinflüsse weitaus rascher zu erreichen als durch andere, aufwändigere evolutionäre Anpassungen. Heterochronie könnte daher mit ein Grund für die hohen Entwicklungsraten bei Ammoniten-Populationen gewesen sein.



**Heterochronie bei Ammoniten**  
Quelle: Monnet et al. 2015



## Die Geschichte des *Euaspidoceras*: Dimorphismus – von Weibchen und Männchen

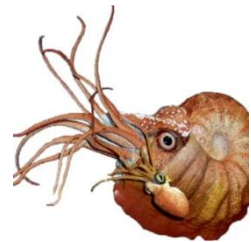


*Euaspidoceras* ist mit seinen kräftigen Dornen ein auffälliger und bei Sammlern beliebter Ammonit. Bei Grabungen in der Schellenbrücke-Bank finden sich gelegentlich grosse abgebrochene Dornen, die belegen, dass der Ammonit Grössen von 30 cm und mehr erreichen konnte. Es waren wohl weibliche Tiere; doch wo sind die Männchen?

*Euaspidoceras*  
Schellenbrücke-Bk  
Oxfordium  
Ueken  
Ø 11 cm, # 1770

Bereits im 19. Jahrhundert überlegten Paläontologen, ob sich die Gehäuse von männlichen und weiblichen Ammoniten voneinander unterschieden.<sup>28</sup> Den Beweis dazu erbrachten erst die Arbeiten von J.H. Callomon und H. Markowski im Jahre 1963. Heute gilt Dimorphismus, also das zeitgleiche Vorkommen von zwei unterschiedlichen Morphotypen derselben biologischen Art, als gesicherte

Tatsache. In der Regel werden die grösseren, als *Makrokonche* bezeichneten Gehäuse, den weiblichen, die kleineren *Mikrokonche* den männlichen Tieren zugeordnet. Makrokonche erreichten die Geschlechtsreife später, entsprechend wurden ihre Gehäuse grösser und entwickelten Skulpturmerkmale, die auf den Gehäusen der jüngeren männlichen Ammoniten fehlten. Bei vielen dimorphen Paaren besteht ein Windungsverhältnis von 6:8, d.h. die Makrokonche bildeten zwei zusätzliche Gehäuseumgänge<sup>29</sup>. Die inneren Windungen von Makro- und Mikrokonch sind identisch, daher lassen sich Männchen und Weibchen im Jugendstadium nicht unterscheiden. Dabei ist anzumerken, dass Sexualdimorphismus nicht bei allen Ammoniten vorkommt bzw. deutlich ausgeprägt ist. Auch was die Paarbildung angeht, bestehen in manchen Fällen noch Unsicherheiten.



Stark ausgeprägter  
Geschlechts-  
dimorphismus:

*Phlycticeras*  
*polygonium*  
(Makrokonch)

Markowski stellte fest, dass in den von ihm untersuchten Schichten in Polen etwa gleich viele Makro- wie Mikrokonche vorkommen. Diese Feststellung trifft aber nicht auf alle dimorphen Paare zu. So ist beispielsweise *Mirosphinctes*, der als Mikrokonch von *Euaspidoceras* gilt, in der Schellenbrücke-Bank des Aargauer Juras selten. Der Grund dafür könnten unterschiedliche Lebensräume von männlichen und weiblichen Tieren sein, wie dies auch bei bestimmten rezenten Cephalopoden beobachtet wird. Männchen und Weibchen könnten sich demnach in unterschiedlichen Meeresbereichen aufgehalten und sich lediglich zur Fortpflanzung zusammengefunden haben.

*Oecoptychius*  
*refractus*  
(Mikrokonch)



links: *Mirosphinctes*  
gilt als Mikrokonch zu  
*Euaspidoceras*



rechts: Apophysen  
bei *Normannites*,  
dem Mikrokonch zu  
*Stephanoceras*



Ausgewachsene Mikrokonche bilden oftmals komplexe Mundsäume an der Wohnkammer aus. Der Zweck dieser als Apophysen („Ohren“) bezeichneten Schalenbildungen ist unklar. Möglicherweise dienten diese dem Männchen bei bzw. nach der Paarung als Fressschutz gegen das grössere Weibchen.

## Die Geschichte des *Cardioceras*: Vom Wirrwarr der Arten

Ammoniten der Gattung *Cardioceras* gehören im Aargauer Jura zu den häufigsten Funden. Sie kommen überall dort vor, wo die Schellenbrücke-Bank aufgeschlossen ist. Ihre grosse Variabilität macht es dem Sammler nicht leicht, Formen abzugrenzen und Funde genau zu bestimmen. Durch neuere Arbeiten werden viele der früher definierten Arten in Frage gestellt.



***Cardioceras***  
**Schellenbrücke-Bank**  
**Oxfordium**  
**Ueken**  
**Ø 4,5 cm, # 1842**

Bei vielen Ammoniten besteht eine starke Variabilität innerhalb der gleichen Art, die über den bereits beschriebenen Dimorphismus hinausgeht. In früheren Arbeiten und Monographien wurden unterschiedliche Formen regelmässig als eigene Arten beschrieben, was zur Aufsplitterung der Gattungen führte. In neueren Arbeiten wird die innerhalb der gleichen Art bestehende Formenvielfalt weitaus stärker berücksichtigt, was zu einer (zu) weitgehenden Zusammenfassung früherer Arten führen kann. Ein Beispiel ist die Gattung *Sonnina*, die von Buckman (1887) in mehr als 60 Arten aufgesplittet wurde. Westermann (1966) fasste alle diese Arten unter *Sonninia adicra* zusammen, obwohl die Funde aus unterschiedlichen biostratigraphischen Zonen stammten.



Callomon (1985) vertrat die Ansicht, dass im gleichen Horizont und gleichen Habitat nicht mehrere, eng verwandte Ammonitenarten lebten (Monospezies). Demnach sind unterschiedliche Gehäusemerkmale nicht Ausdruck verschiedener biologischer Arten, sondern lassen sich mit dem Geschlechtsdimorphismus bzw. der allgemeinen, innerhalb einer Art bestehenden Variationsbreite erklären. Wie gross die morphologischen Unterschiede aufgrund intra-spezifischer Variabilität sein können, zeigt sich am Beispiel von *Quenstedtoceras*. Gygi und Marchand (1982) stuften die bisherigen „Arten“ *lamberti*, *praelamberti*, *intermissum*, *sutherlandiae* und *ordinarium* als mikro- und makrokonche Morphotypen derselben biologischen Art ein. Die Variationsbreite reichte somit von kleinwüchsigen, flachen Formen mit deutlichen Rippen bis zu stark geblähten skulpturarmen Gehäusen, die auf den

ersten Blick wenig miteinander gemeinsam haben. Die Ähnlichkeit zeigt sich erst, wenn die grösseren Gehäuse aufgebrochen und die Jugendwindungen der Makrokonche mit den Mikrokonchen verglichen werden<sup>30</sup>.

Auch wenn bei weitem nicht alle Morphotypen als biologische Art einzustufen sind, bleibt die Tatsache, dass Ammoniten während der Jura- und Kreidezeit äusserst artenreich vertreten waren. Dabei verhalfen die paläogeografischen Rahmenbedingungen den Ammoniten, diese bemerkenswerte Artenvielfalt zu erreichen. Durch das Ansteigen des Meeresspiegels und das Aufbrechen des Superkontinentes Pangäa entstanden Schelfmeere und viele von der Tiefsee abgetrennte Flachwasserbereiche. Geografische Isolation bewirkte eine Zunahme der Biodiversität. Gleichzeitig entstanden Verbindungen zwischen bis dahin getrennten Meeresteilen, über die Arten neue Gebiete besiedeln konnte. Solche Zuwanderungen erhöhten die Konkurrenz und den Selektionsdruck.

**Oben: Dass Formenvielfalt nicht gleich Artenvielfalt ist, zeigt dieser *Cardioceras* aus der Schellenbrücke-Bank von Hornussen. Die Berippung auf den beiden Flankenseiten ist deutlich unterschiedlich. Während die eine Flanke einem *Cardioceras* („*Pavloviceras*“) *praecordum* entspricht, zeigt die andere Seite die kräftige Berippung eine *Cardioceras* („*Vertebriceras*“) *densipicatum*. – Quelle: Hostettler & Schweigert, Fossilien 6/2011**

## Die Geschichte des *Aspidoceras*: Die Sache mit den Aptychen



***Aspidoceras***  
Baden-Mb  
Kimmeridgium  
Mellikon  
Ø 10 cm, # 2220

Der aufgeblähte, mit einer Knotenreihe versehene *Aspidoceras* ist in einzelnen Horizonten des Baden-Members häufig. In den gleichen Schichten kommen auch regelmässig die massiven Klappen von *Laevaptychen* vor.

Aptychen finden sich erstmals gegen Ende der frühen Jura, während in älteren Schichten gelegentlich Anaptychen vorkommen. Diese sind im Gegensatz zu den doppelklappigen, aus Kalzit aufgebauten Aptychen einteilig und bestehen aus einer hornartigen Substanz. Um was es sich bei diesen Gebilden handelte, die an Muschel-schalen erinnern, war lange

Zeit umstritten. Offensichtlich aber bestand eine Beziehung zwischen Ammoniten und Aptychen. Die Fossilien fanden sich in den gleichen Schichten und gelegentlich lagen die Aptychen in der Wohnkammer der Ammoniten. Handelte es sich um Organe der Ammoniten oder um Reste anderer Lebewesen?<sup>31</sup> Die Vermutungen reichten von Platten sessiler Organismen über Panzerteile von Fressfeinden oder Beutetieren bis hin zu Schalenresten männlicher Ammoniten, die in der Wohnkammer der Weibchen gelebt hatten. Quenstedt (1885) vermutete, es könnte ein „innerer Knochen“ gewesen sein, der auf jeden Fall zum Tier gehörte. Schindewolf (1958) vertrat, wie einige Forscher vor ihm, die Auffassung, es sei ein Deckel gewesen, der in Analogie zum Kopfschild des modernen Nautilus die Wohnkammeröffnung verschlossen habe. Lehmann (1970) gelang schliesslich der Nachweis, dass sowohl Anaptychen wie Aptychen Reste des Unterkiefers darstellen. Lehmann hatte dazu anhand von Dünnschliff-Serien Modelle angefertigt. In einzelnen Exemplaren waren zudem die Aptychen im Verbund mit Oberkiefer und Radula erkennbar.



***Laevaptychus***  
(links), Baden-Mb,  
***Lamellaptychus***  
Birmenstorf-Mb



Im Aargauer Jura beschränken sich Funde von Aptychen weitgehend auf das Baden-Member (*Laevaptychen*) und das Birmenstorf-Member (*Lamellaptychen*). In den älteren Schichten sind Aptychen bzw. Anaptychen selten. Zurückzuführen ist dies auf die schwache oder fehlende Kalkauflage dieser Aptychen-Typen. Die hornartigen Anaptychen und die feineren Aptychenformen des Frühen und Mittleren Jura wurden gar nicht fossil überliefert oder werden beim Sammeln übersehen.

**Anaptychen/Aptychen und  
die zugehörigen Ammoniten  
(nach Lehmann 1976)**

Typ	Familien
Anaptychen	Psiloceraten, Lytoceraten
Cornaptychen	Hildoceraten
Lamellaptychen	Haploceraten, Phylloceraten
Prästriaptychen	Stephanoceraten
Laevaptychen	Aspidoceraten



## Die Geschichte des *Macrocephalites*: Von Tethys und Nordmeer

Der Fund aus dem Jahre 2018 stammt von einer Baustelle in Bözen. Auf den ersten Blick hielt ich das Objekt, das auffällig am Rand der Abbauwand lag, für einen verschmutzten Fussball, den Kinder nach dem Spielen vergessen hatten. Die Präparation der Innenwindung ergab einen überraschenden Befund.



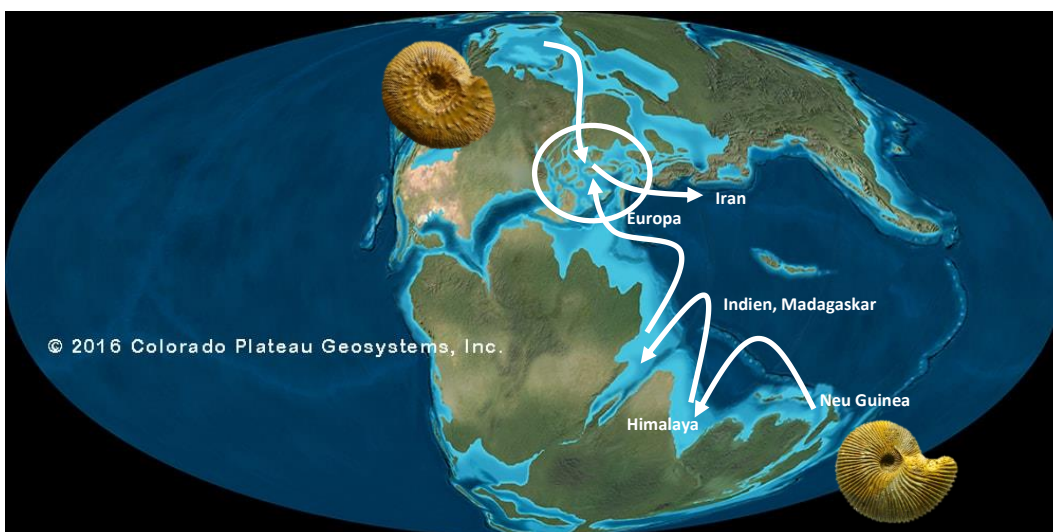
In den Innenwindungen des grossen *Macrocephalites* sind zwei *Kosmoceras* eingebettet worden. Bei beiden Arten handelte es sich um Einwanderer, allerdings aus völlig anderen Regionen der Weltmeere. *Macrocephalites* war ein typischer Vertreter der Tethys und breitete sich im späten Bathonium und frühen Callovium entlang der Küsten dieses Ozeans bis in die Randregionen aus. Fossilien finden sich heute daher auch in weit voneinander entfernten Gebieten wie Madagaskar, Europa und dem Iran. *Kosmoceras* entwickelte sich demgegenüber im Nordmeer, das lange Zeit von der Tethys abgetrennt war. Im Laufe des Bathonium öffnete sich aber eine Meeresverbindung nach Süden, über die *Kosmoceras* und später auch weitere Gattungen wie *Quenstedtoceras* und *Cardioceras* in das Gebiet des Aargauer Juras einwandern konnten.

***Macrocephalites***  
Ifenthal-Fm  
Callovium  
Bözen  
Ø 23 cm, # 2130



Im Jurameer unserer Region verbreiten sich die eingewanderten *Macrocephaliten* rasch und wurden zum bestimmenden Faunenelement, während die *Kosmoceraten* in der Minderheit blieben. In den Mergelkalken des Bözen- und Ängstein-Members (Unter-Erli-Bank) finden sich mittelgrosse bis sehr grosswüchsige Vertretung der Gattung. Dagegen kommen in den eisenoolithischen Gesteinsschichten des späten Bathoniums und Calloviums (u.a. kondensierte Ifenthal-Formation im östlichen Aargauer Jura) kleinwüchsige bis mittelgrosse *Macrocephaliten* vor.

links: im Aargauer Jura selten zu finden: *Kosmoceras*, Ueken



Ausbreitung von *Macrocephalites* über die Schelfmeere entlang der Tethys  
Quelle: Raoufian & Mönning 2015

## Die Geschichte des *Parkinsonia*: Vom Leben nach dem Tode



***Parkinsonia***  
**Klingnau-Fm**  
**Bathonium**  
**Döttigen**  
 Ø 8 cm, # 1887

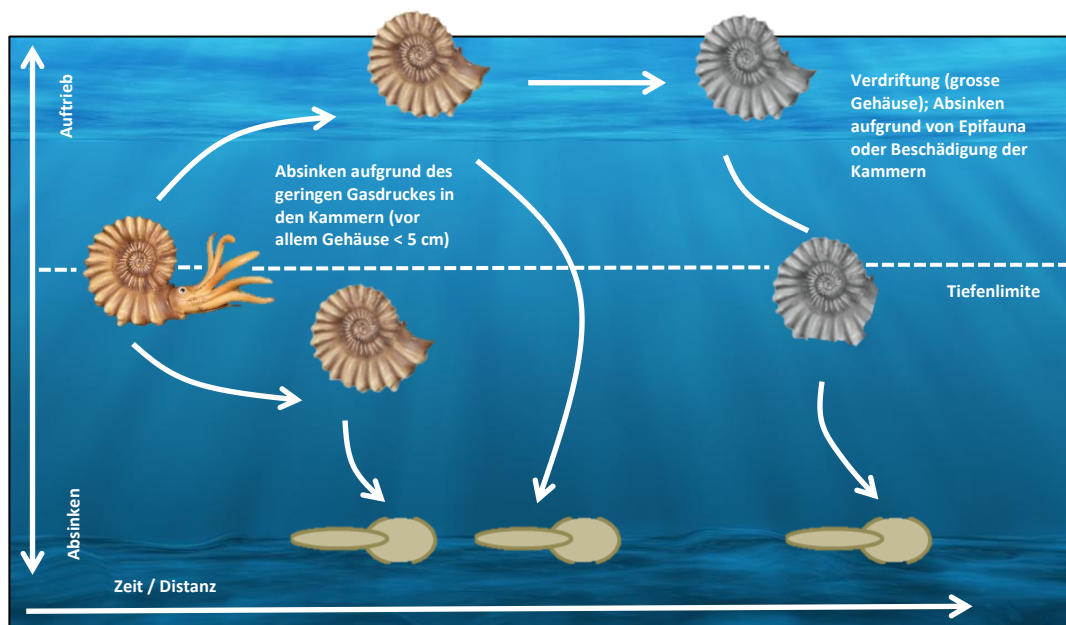
Während des Bathoniums lag der westliche Aargau im Einflussbereich der Burgunder Plattform, eines seichten Meeres, das für Ammoniten keine guten Lebensbedingungen bot. Gegen Osten hin wurde das Meer tiefer. In diesem Becken lagerten sich Kalkmergel ab, die Klingnau-Formation. Ein inzwischen längst wieder überwachsener Bergrutsch oberhalb von Klingnau bot Hansjörg Schmassmann<sup>32</sup> in den 40er-Jahren Gelegenheit, die Schichten und die darin enthaltenen Fossilien zu studieren.

Bei der Untersuchung von Fossilien ist die Frage wesentlich, ob die Überreste dort eingebettet wurden, wo die Tiere lebten (autochthon) oder an anderen Stellen (allochthon). Bei benthonischen, sessilen oder im

Sediment eingegrabenen Lebewesen konnte die Einbettung der Überreste am oder unmittelbar in der Nähe des Lebensortes erfolgen. Ammonitengehäuse wurden aber regelmässig mehr oder weniger weit vom tatsächlichen Lebensraum entfernt sedimentiert. Um Rückschlüsse auf den Lebensraum der Ammoniten ziehen zu können, ist es daher wichtig, die Prozesse zu kennen, welche zum Transport der Gehäuse führten. Untersuchungen zeigen, dass neben der vorhandenen Wasserenergie die Grösse der Gehäuse und die Meerestiefe, in dem das Tier starb, entscheidend waren. Solange der Weichkörper noch vorhanden war, verhinderte vermutlich ein neutraler Auftrieb sowohl das Aufsteigen an die Oberfläche wie auch das Absinken an den Grund. Nach der Entfernung des Weichkörpers durch Fressfeinde, Aasfresser oder Verwesung versanken die Gehäuse ab einer gewissen Tiefe. Auch kleinere Gehäuse ( $\varnothing < 5$  cm) sanken nach einem Aufstieg an die Wasseroberfläche innerhalb von kurzer Zeit wieder ab. Grössere Gehäuse hielten sich dagegen länger an der Oberfläche, konnten mit der Strömung über weite Strecken verdriftet werden und sanken erst aufgrund der Beschädigung der Kammern oder eines Bewuchses der Schale durch Epifauna (Muscheln, Bryozoen).

Mit diesem Modell der Verdriftung grösserer Gehäuse lässt sich allenfalls auch erklären, weshalb in Fossilansammlungen Mikro- und Makrokonche nicht gleich häufig vertreten sind. Hingegen sind auch andere Ursachen wie getrennte Lebensräume oder ein tatsächliches zahlenmässiges Ungleichgewicht zwischen männlichen und weiblichen Tieren als Erklärung denkbar. Ausserdem zeigen viele Studien, dass die Fossil-Zusammensetzung oftmals eng mit der Lithofazies verknüpft ist (beispielsweise bei der Schwammriff-Fauna). Die Ammonitengehäuse können zumindest in diesen Fällen nicht über weite Strecken transportiert worden sein.

**Modell zur Ammoniten-Taphonomie**  
 Quelle:  
 umgezeichnet  
 nach Wani &  
 Gupta 2015



## Die Geschichte des *Sphaeroceras*: Von (ausgestorbenen) Lebenskünstlern

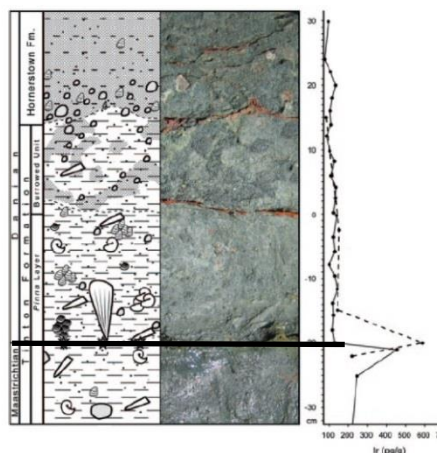
Ausser den begehrten *Normannites* und *Stephanoceras* kommen in den Eisenoolithen der Humphriesi-Bank gelegentlich auch kleinwüchsige Ammoniten vor, die im Sammeleifer gerne übersehen werden. Selten anzutreffen ist der kugelförmige *Sphaeroceras*, der 1817 erstmals von James Sowerby beschrieben wurde. Er benannte den Ammoniten zu Ehren des Franzosen Alexandert Brongniart und schrieb dazu: *„..it’s rotundity may be considered as a type of the orb of knowledge spread abroad by that luminary.“*



*Sphaeroceras*  
Humphriesi-Bk  
Bajocium  
Hottwil  
Ø 2 cm, # 2238

Wie die Nicht-Vogel-Dinosaurier und andere Tiergruppen starben die Ammoniten vor 65 Millionen Jahren aus. Als Auslöser des Massenausterbens am Ende Kreide und damit des Mesozoikums gilt der Einschlag des Chixculub-Meteoriten in der Gegend der heutigen Halbinsel Yukatan und dem westlichen Teil des Golfes von Mexiko. Neue Studien belegen jedoch, dass einzelne Ammonitenarten das Impakt-Ereignis überlebten, zumindest um einige Tausend Jahre. In New Jersey (USA) untersuchten Wissenschaftler Sedimente des Maastrichtian (späte Kreide) und des Danian (frühes Paläozän). Dabei fanden sie Ammoniten (*Discoscaphites* und *Eubaculites*) in zwei insgesamt 20 cm mächtigen Schichten über einem Horizont mit einem hohen Anteil an Iridium (520 pg/g). Der Iridiumhorizont gilt als Marker für den Meteoriteneinschlag und damit das Ende der Kreidezeit. Ähnliche Ergebnisse ergab die Untersuchung von Flachwassersedimenten in Dänemark, Belgien und den Niederlanden. Möglicherweise überlebten also einige Ammoniten noch eine gewisse Zeit in geschützten, küstennahen Bereichen, die von den globalen Auswirkungen des Einschlages weniger stark oder verzögert betroffen waren. Doch anders als in den vorhergehenden Fällen, wie zum Beispiel am Ende der Trias, konnten sich die Ammonitenpopulationen nicht mehr erholen und starben aus.

Doch weshalb überlebten die eng mit den Ammoniten verwandten Nautiliden diese Katastrophe? Die Ammoniten waren weitaus zahlreicher und an verschiedene Lebensbereiche angepasst. Eigentlich hatten sie die besseren Karten. Welche Unterschiede im Körperbauplan oder der Lebensweise hat bewirkt, dass das Perlboot überlebte? Im Vordergrund stehen zwei wesentliche Unterschiede zwischen Nautilus und Ammonit. Der rezente Nautilus lebt in Meerestiefen bis zu 700 Metern. Auch seine Vorfahren in der Kreidezeit konnten vermutlich solche Tiefen erreichen. Demgegenüber spricht vieles dafür, dass die



Ammonitenvorkommen im *Pinna Layer* und *Burrowed Unit* über dem Iridium-Horizont (schwarze Linie);  
Quelle: Landmann et al. 2015

Ammoniten in geringerer Tiefe, bis maximal 500 Meter lebten. Ab dieser Tiefe, so zeigen Studien, konnten die Schalen trotz der zerschlitzten Loben dem Wasserdruck nicht mehr standhalten und implodierten. Ein zweiter wesentlicher Grund liegt in der Fortpflanzungsstrategie. Im Gegensatz zum Nautilus hatten Ammoniten viel mehr Eier (bis zu 500'000), die aber wesentlich kleiner waren (0,5 – 2,6 mm, die Eier des rezenten Nautilus sind dagegen 22 - 33 mm gross). Die geschlüpften winzigen Ammoniten-Jungtiere lebten planktonisch in den oberen Wasserschichten. Durch den Meteoriteneinschlag wurden grosse Mengen gipshaltiger Gesteinsschichten verdampft, was zu einem globalen Schwefel- und Salpetersäure-Niederschlag führte. Die Ammonitenbrut mit ihren Kalkschalen konnten in den übersäuerten obersten Wasserschichten der Ozeane nicht überleben. Somit könnte die Fortpflanzungsstrategie den Ausschlag gegeben haben: Qualität (wenige Eier, konsistentes Habitat) gegenüber Quantität (zahlreiche Eier, opportunistisches Habitat).





# ANHANG

## Biozonen der Jurazeit

Quelle: Schweigert 2015, modifiziert nach Cariou & Hantzpergue 1997

### Späte Jura

<i>Tethys</i>	<i>Subboreal</i>	
Beckeri	Autissiodorensis	Kimmeridgium
Cavouri	Eudoxus	
Acanthicum	Mutabilis	
Divisum		
Strombecki	Cymodoce	
Platynota	Baylei	
Planula		
Bimammatum	Rosenkrantzi	Oxfordium
Bifurcatus	Regulare	
Transversarium	Serratum	
	Glosense	
Plicatilis	Densiplicatum	
Paturattensis	Cordatum	
Minax	Mariae	

### Mittlere Jura

<i>Tethys</i>	<i>Subboreal</i>	
Lamberti		Callovium
Athleta		
Coronatum		
Anceps	Jason	
	Calloviense	
	Koenigi	
Bullatus	Herveyi	Bathonium
Discus		
Retrocostatum	Orbis	
Bremeri	Hodsoni	
Morrisi		
Subcontractus		
Progracilis		
Aurigerus	Tenuiplicatus	Bajocium
Zigzag		
Parkinsoni		
Garantiana		
Niortense		
Humphriesianum		
Sauzei		
Laeviuscula		Aalenium
Ovale		
Discites		
Concavum		
Bradfordensis		
Murchisonae		
Opalinum		

### Frühe Jura

Aalensis	Toarcium
Pseudoradiosa	
Dispansum	
Bonarelli	
Variabilis	
Bifrons	
Serpentinum	
Tenuicostatum	Pliensbachium
Spinatum	
Margaritatus	
Davoei	
Ibex	
Jamesoni	Sinemurium
Raricostatum	
Oxynotum	
Optusum	
Turneri	
Semicostatum	Hettangium
Bucklandi	
Angulata	
Liasicus	
Planorbis	

## Abbildungsnachweise

Frontseite	Hottwilerhorn, Aufnahme vom Besseberg
Seite 3	Tegerfelden / Tiersteinberg bei Gipf-Oberfrick
Seite 5	Ammonis cornu: Conrad Gessner 1565: De omni rerum fossilium genere
Seite 7	Spirula, Phragmokon: <a href="http://tolweb.org">tolweb.org</a> / Spirula: <a href="http://fineartamerica.com">fineartamerica.com</a> Schildfüsser: <a href="http://weichtiere.at">weichtiere.at</a> / Käferschnecke: <a href="http://beachexplorer.com">beachexplorer.com</a> Kahnfüsser (Dentalium): <a href="http://theis.it">theis.it</a>
Seite 8	<i>Metabactrites fuchsi</i> : De Beats et al. 2010: Palaeobiology, stratigraphy and systematics of Early Emsian Ammonoidea from the Hunsrück Slate <i>Plectronoceras</i> : Studio 252 MYA, Franz Antony
Seite 10	<i>Holcophylloceras manfredi</i> : Sammlung ETH Zürich, Holotyp <i>Psiloceras spelaetirolicum</i> : Hillebrandt and Krystyn 2009, Holotyp
Seite 11	Friedrich August Quenstedt: <a href="http://tobias-bild-uni.tuebingen.de">tobias-bild-uni.tuebingen.de</a> Albert Opper: <a href="http://wikipedia.org">wikipedia.org</a> <i>Taramelliceras callicerum</i> : Sammlung ETH Zürich, Holotyp
Seite 12	Alcide Dessalines D'Orbigny: <a href="http://wikipedia.org">wikipedia.org</a>
Seite 17	Computer-Simulation Saffman-Taylor Instabilität: Fast & Shelley 2005, Journal of Computational Physics
Seite 18	Entwicklung der Gehäuse-Morphologie: Monnet et al. 2015: Evolutionary Patterns of Ammonoids: Phenotypic Trends, Convergence, and Parallel Evolution
Seite 19	Schalenwachstum in Reaktion auf die Grössenzunahme: Monnet et al. 2015 Heterochronie bei Ammoniten: Monnet et al.
Seite 20	<i>Phlycticeras</i> und <i>Oecoptychius</i> : Klug et al. 2015: Mature Modifications and Sexual Dimorphism / Modell: B. Scheffold
Seite 21	Cardioceras mit ungleicher Skulptur: Hostettler & Schweigert, Zeitschrift „Fossilien“ 6/2011
Seite 23	Paläogeografie der mittleren Jura: Colorado Plateau Geosystems Inc.
Seite 25	Ammonitenvorkommen im Pinna Layer und Burrowed Unit: Landmann et al. 2015: Ammonites on the Brink of Extinction
Seite 26	Grabung MFFA, Ueken / Ausblick von der Gisliflue
Rückseite	Geissberg, Steinbruch Gabenchopf



## Literatur

- Callomon JH (1963): Sexual Dimorphism in Jurassic Ammonites – *Trasn. Leicester Lit. Philos. Soc.* LVII
- Callomon JH (1985) The evolution of the Jurassic ammonite family *Cardioceratidae*. *Spec Pap Palaeontol* 33
- Cariou E, Hantzpergue P (1997): Biostratigraphie du Jurassique ouest-européen et méditerranéen. *Bull Centr Rech Elf Explorer Prod Mém* 17 :1-422
- De Baets et al. (2010): Palaeobiology, stratigraphy and systematics of Early Emsian Ammonoidea from the Hunsrück Slate
- De Baets K, Klug C, Korn D, Bartels C, Poschmann M (2013b) Emsian Ammonoidea and the age of the Hunsrück Slate (Rhenish Mountains, Western Germany). *Palaeontogr A* 299:1–114
- Dunstan AJ, Ward PD, Marshall NJ (2011): Vertical Distribution and Migration Patterns of *Nautilus pompilius*
- Fast P, Shelley MJ (2005): Moore’s law and the Saffman-Taylor instability, *Journal of Computational Physics*
- Gygi RA (1986) Eustatic sea level changes of the Oxfordian (Late Jurassic) and their effect documented in sediments and fossil assemblages of an epicontinental sea. *Eclogae Geol Helv* 79
- Hillebrand von A, Krystyn L (2009): On the oldest Jurassic ammonites of Europe (Northern Calcareous Alps, Austria) and their global significance. *N JB Geol Paläont Abh*
- Hoffmann R, Lemanis R, Naglik C, Klug C (2015) Ammonoid buoyancy
- Hostettler B., Schweigert G. (2011): Formenvielfalt ist nicht gleich Artenvielfalt – *Fossilien* 6/2011
- Klug C (2010): Konnten Ammoniten schwimmen? – *Paläontologie aktuell, Paläont. Ges.*
- Klug C, Meyer E, Richter U, Korn D (2008): Soft-tissue imprints in fossil and recent cephalopod septa and septum formation – *Lethaia* 41:477-492
- Klug C, Korn D, De Baets K, Kruta I, Mapes RH; Ed (2015): Ammonoid Paleobiology: From anatomy to ecology – *Topics in Geobiology* 43
- Klug C, Korn D, De Baets, Kruta I, Mapes RH; Editors (2015) : Ammonoid Paleobiology: From macroevolution to paleogeography – *Topics in Geobiology* 44
- Kröger B, Mapes RH (2007) On the origin of bactritoids. *Paläontol Z* 81:316–327
- Maeda H, Seilacher A (1996): Ammonoid taphonomy – in Landmann NH, Tanabe K, Davis RA (Editors), *Ammonoid Paleobiology*, Plenum, New York
- Makowski H (1963): Problems of Sexual Dimorphism in Ammonites – *Palaeont. Polon.*, 12
- Monnet C, Klug C und De Baets K (2015): Evolutionary Patterns of Ammonoids: Phenotypic Trends, Convergence, and Parallel Evolution – *Topics in Geobiology* 44
- Fast P, Shelley M 2005: Moore’s law and the Saffman–Taylor instability - *Journal of Computational Physics*
- Lehmann U (1976): Ammoniten. *Ihr Leben und ihre Umwelt*
- Landmann et al (2015): Ammonites on the Brink of Extinction: Diversity, Abundance, and Ecology of the Order Ammonoidea at the Cretaceous/Paleogene (K/Pg) Boundary
- Lukeneder A (2015): Ammonoid Habitats and Life History – *Topics in Geobiology* 43
- Richter AE (1982): Ammoniten
- Moriya K, Nishi H, Kawahata H, Tanabe K, Takayanagi Y (2003): Demersal habitat of Late Cretaceous ammonoids: evidence from oxygen isotopes for the Campanian (Late Cretaceous) northwestern Pacific thermal structure. *Geology* 31:167-1670
- Schindewolf OH (1958) Über Aptychen (Ammonoidea). *Palaeontogr A* 111:1–46
- Schaub M, Thüry G (2005): Fossilien in der Römerzeit: ein neuer Fund aus Augusta Raurica und seine Deutung - *Jahresberichte aus Augst und Kaiseraugst, Band 26*
- Schmassmann H (1945): Stratigraphie des mittleren Doggers der Nordschweiz – *Inauguraldissertation Universität Basel*
- Schweigert G (2015): Ammonoid Biostratigraphy in the Jurassic
- Seyed-Emami K, Raoufian A, Mönning E (2015): Macrocephalitiniae (Ammonoidea, Middel Jurassic) from North and Central Iran *N JB Geol Paläont Abh* 278/3
- Wani R, Gupta NS (2015): Ammonoid Taphonomy, Chapter 20, *Topics in Geobiology* 44
- Westermann GEG (1996): Ammonoid life and habitat. In: Landmann NH, Tanabe K, Davis RA (Editors), *Ammonoid Paleobiology*. Plenum, New York

- Yacobucci MM (2015): Macroevolution and Paleobiogeography of Jurassic-Cretaceous Ammonoids
- Zaton M (2008): Taxonomy and palaeobiology of the Bathonian (Middle Jurassic) tulinid ammonite *Morrisiceras* – *Geobios* 41

- 
- <sup>1</sup> Seilacher (1925 – 2014) gilt als führender Paläontologe insbesondere auf dem Gebiet der Paläobiologie.
- <sup>2</sup> Schaub M. und Thüry G., 2005: Fossilien in der Römerzeit: ein neuer Fund aus Augusta Raurica und seine Deutung - Jahresberichte aus Augst und Kaiseraugst, Band 26
- <sup>3</sup> Als *Cornu Ammonis* wird in der Gehirn-Anatomie auch ein Teil des Hippocampus bezeichnet
- <sup>4</sup> Naturgeschichten des Schweizerlandes, III. Teil, 1718
- <sup>5</sup> Zaton (2008)
- <sup>6</sup> Lehmann (1976)
- <sup>7</sup> Nicht zu verwechseln mit den heteromorphen Ammoniten *Baculites* aus der Kreide
- <sup>8</sup> Oppel A., 1863: Über jurassische Cephalopoden, Teil III, Beschreibung 86, Seite 215, Tafel 57/2
- <sup>9</sup> Moesch C., 1867: Geologische Beschreibung des Aargauer-Jura, Seite 132
- <sup>10</sup> Kontrovers diskutiert wird die Stellung von *Eopsiloceras*, dessen Gehäusegeometrie derjenigen von *Psiloceras* gleicht
- <sup>11</sup> Die Fundstelle befindet sich neben der Römerstrasse Aare - Neckar und unweit eines ehemaligen römischen Gutshofes
- <sup>12</sup> Sauerstoff besteht bei Standardbedingungen zu 99,76% aus dem Isotop <sup>16</sup>O, dessen Kern aus 8 Protonen und 8 Neutronen besteht. Der Anteil des Isotops <sup>18</sup>O mit 10 Neutronen liegt bei rund 0,2%.
- <sup>13</sup> Moriya et al. (2003)
- <sup>14</sup> Tajika et al. (2014) berechneten bei *Normannites* einen Massenanteil des Gehäuses von 15%
- <sup>15</sup> Bruun A.F., 1943: The Biology of *Spirula spirula*
- <sup>16</sup> Vgl. Dunstan et al. (2011)
- <sup>17</sup> In Form des energiereichen Moleküls Adenosintriphosphat (ATP)
- <sup>18</sup> Die Cl<sup>-</sup> Ionen folgen passiven den Na<sup>+</sup> Ionen
- <sup>19</sup> Die Dichte des Gehäuses lag bei 2,5 bis max. 3,0 g/cm<sup>3</sup>, diejenige des Weichkörpers bei rund 1,1 g/cm<sup>3</sup> (Hoffmann et al., 2015)
- <sup>20</sup> Nach Kröger (2002) lag der maximal kompensierbare Schalenverlust bei Ammoniten vier Mal höher als beim rezenten *Nautilus*
- <sup>21</sup> Vgl. Warn und Martin (1978)
- <sup>22</sup> Andererseits sind die Septen von *Nautilus* deutlich dicker und sein Gehäusebauplan weicht von demjenigen der Ammoniten ab
- <sup>23</sup> Eingeführt durch Seilacher (1973)
- <sup>24</sup> Eingeführt durch Garcia-Ruiz et al. (1990)
- <sup>25</sup> 1966 durch Westermann definiert
- <sup>26</sup> Nach dem amerikanischen Paläontologen Edward Drinker Cope
- <sup>27</sup> Auf isolierten Inseln kann Grösse wegen des knappen Nahrungsangebotes ein Nachteil sein. Kleinere Individuen haben unter solchen Bedingungen oft die besseren Überlebens- und Fortpflanzungschancen, was zur „Insel-Verzweigung“ von Arten führen kann.
- <sup>28</sup> Namentlich französische Forscher wie Alcide d’Orbigny, Henri Marie Ducrotay de Blainville und E. Munier-Chalmas – Quelle: Anderas E. Richter (1982)
- <sup>29</sup> Vgl. zum Geschlechtsdimorphismus u.a. E. Richter (1982)
- <sup>30</sup> Vgl. dazu die Fotografien in Lehmann (1976), Seite 66/67
- <sup>31</sup> Vgl. dazu und nachfolgend Lehmann (1976)
- <sup>32</sup> Schmassmann Hansjörg (1945): Stratigraphie des mittleren Doggers der Nordschweiz

