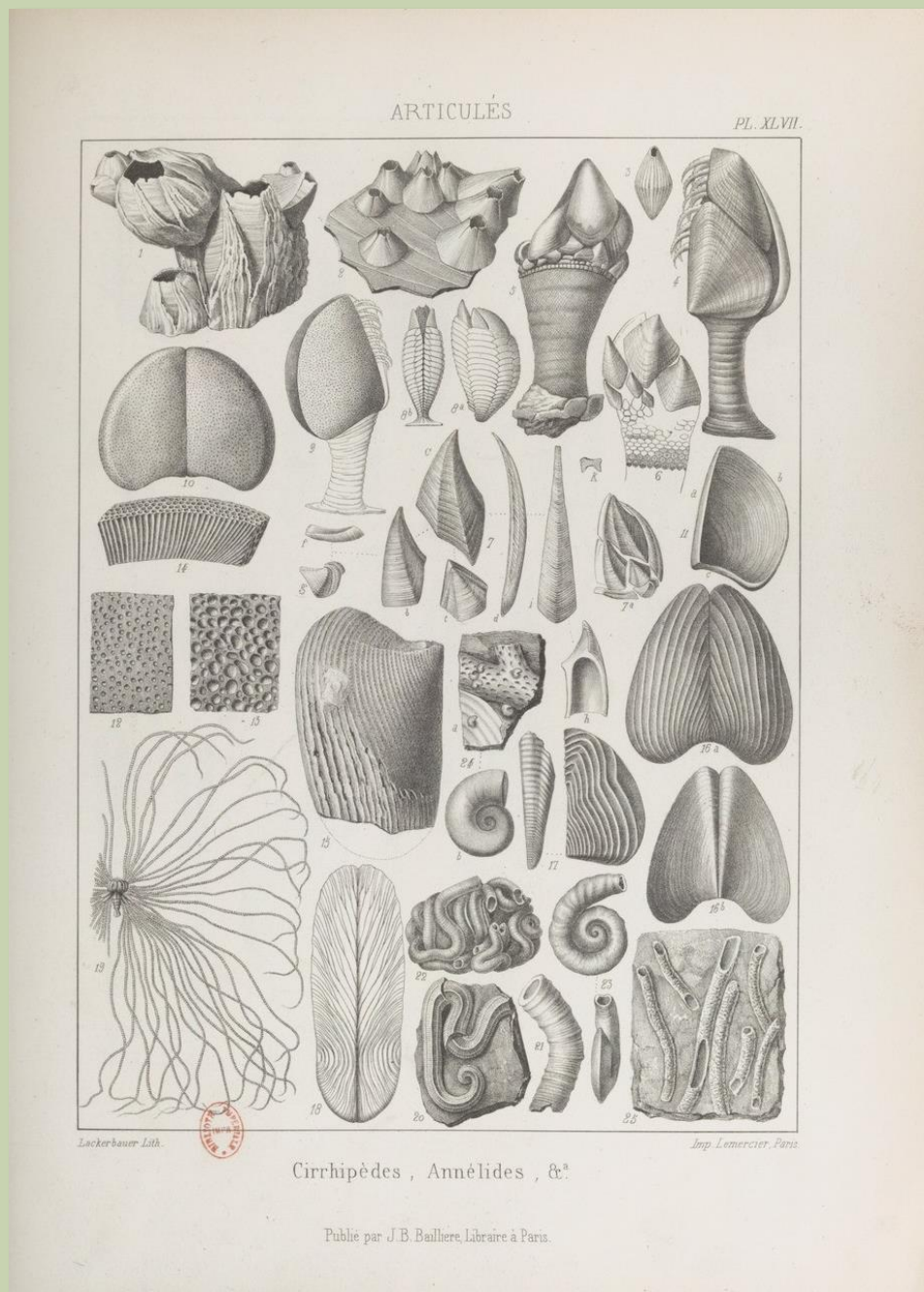


Aptychen

Ein historischer Rückblick auf ein
Rätsel der Paläontologie



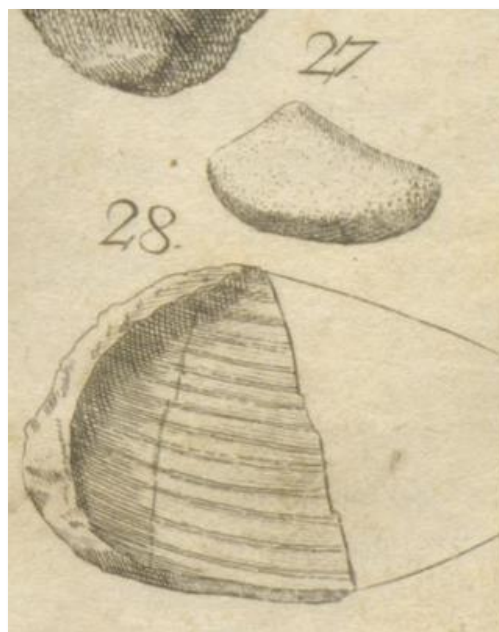
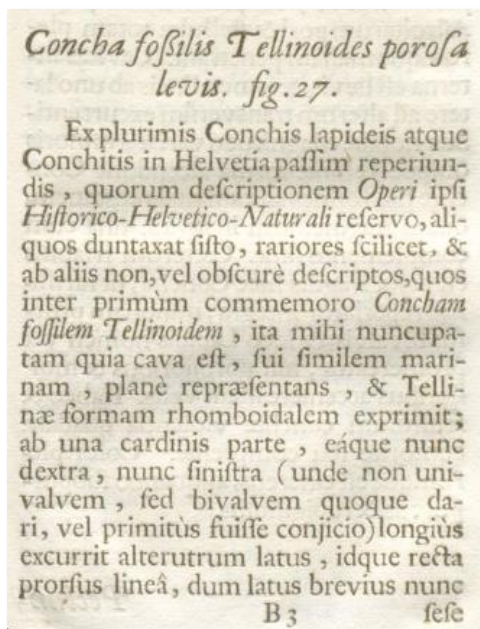
Vorwort

Die vorliegende Arbeit soll eine Übersicht geben über die mehr als 200 Jahre dauernden Bemühungen, das Rätsel der Aptychen und ihrer Funktion zu lösen. Denn lange war unklar, um was es sich bei den eigentümlichen Fossilien handelte, die an Muschelschalen erinnerten und die oftmals paarweise gefunden wurden.

Manche Deutungsversuche mögen aus heutiger Sicht etwas absonderlich erscheinen. Es geht aber nicht darum, die Forscher der vergangenen Jahrhunderte an den heutigen Erkenntnissen zu messen oder gar zu belächeln. Letztlich hat jede wissenschaftliche Auseinandersetzung mit dem Thema auf die eine oder andere Weise zur Lösung beigetragen.

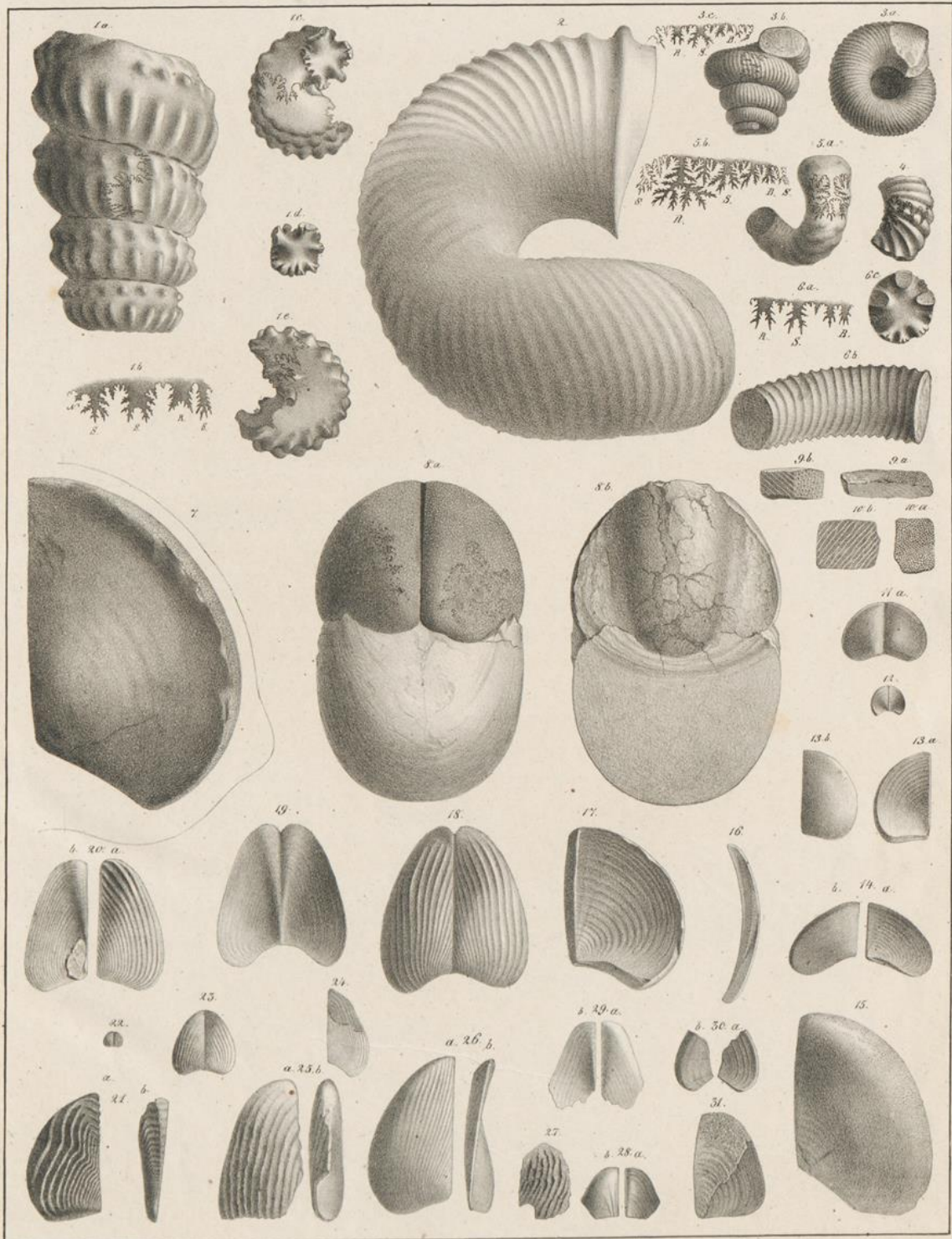
Grundlage der Arbeit bildete die Durchsicht der im Literaturverzeichnis angegebenen historischen Werke. Diese liegen inzwischen zu einem Grossteil in digitalisierter Form vor und stehen kostenlos zur Verfügung. Für interessierte Leser, die selber in den Werken nachschlagen oder sich an den teilweise grossartigen Tafeln und Illustrationen erfreuen möchten, sind die im Zeitpunkt der Erstellung dieser Arbeit gültigen Links im Literaturverzeichnis angegeben.

Ronald E. Ottiger, im Dezember 2020



Eine der ersten Aptychen-Abbildungen. Johann Jakob Scheucher: "Specimen Lithographiae Helvetiae Curiosae", 1702

Umschlag vorne: Tafel XLVII aus Pictet (1854)
Umschlag hinten: Tafel XIV aus Baier (1757)



Tafel 22 aus Quenstedts Atlas zu den Cephalopoden (Petrefaktenkunde, Band 1, 1849) in gewohnt bestechender Qualität der Illustrationen. Bei der Figur 29 handelt es sich um einen Lamellaptychen («Aptychus hectici») aus Wölfinswil.

Merkwürdige Geschöpfe der Vorwelt

Zahlreich waren die Namen für «diese merkwürdigen Geschöpfe der Vorwelt», wie Baron von Schlotheim die Aptychen 1820 nannte. Tellinoides, Trigonellites, Ichthyosiagones, Lepadites oder Bufonites nannten sie die Forscher des 18. und 19. Jahrhunderts. Genau so zahlreich waren auch die Versuche, Zugehörigkeit und Funktion dieser Fossilien zu erklären. Waren es Schalen von Muscheln, Panzer von Krebsen, Kiefertteile von Fischen, Platten von Rankenfusskrebsen oder Innenskelete eines unbekanntes Mollusken, der gerne von Ammoniten verzehrt wurde? Die wahre Natur dieser Fossilien blieb lange ein Rätsel, obwohl sich viele Paläontologen der Sache annahmen. 1829 prägte Hermann Meyer den Namen «Aptychus», der sich rasch durchsetzte und bis heute gilt. Meyer beschäftigte sich intensiv mit den Aptychen, ihre wahre Natur erkannte er aber nicht.

Funde aus der Region

Am Beginn der Aptychen-Forschung standen Funde aus der Schweiz, den Lägern und dem Randen. Später trugen aber vor allem Aptychen aus den Plattenkalken von Solnhofen zur Lösung des Rätsels bei. In der berühmten Fundstelle in Bayern finden sich die Aptychen nämlich oft dort, wie sie auch hingehören: in der Wohnkammer von Ammoniten.

Die früheste Deutung: Muschelschalen

Der Schweizer Naturforscher Johann Jakob Scheuchzer war einer der ersten, der Aptychen abbildete. In seiner «Specimen Lithographiae Helveticae Curiosae» beschrieb er 1702 zwei Laevaptychen, die von den Lägern stammten. Als Diluvianist nahm Scheuchzer an, es handle sich um Schalen von Muscheln, die durch die biblische Sündflut an den Fundort verfrachtet worden waren. Er bezeichnete die Fossilien als *Tellinoides porosa* wegen der punktierten («viellöcherigen») Oberfläche und aufgrund der Ähnlichkeiten mit *Tellinidae*, einer Familie von Muscheln, die auch Tell- oder Plattmuscheln genannt werden. In den «Natur-Geschichten des Schweizerlandes» schrieb er einige Jahre später:

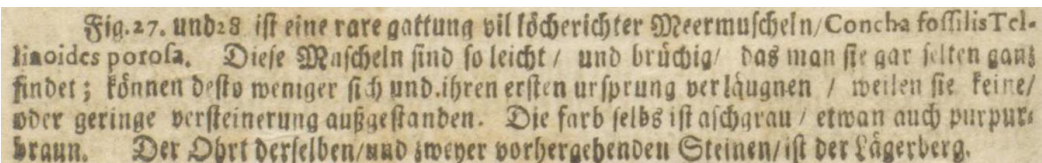


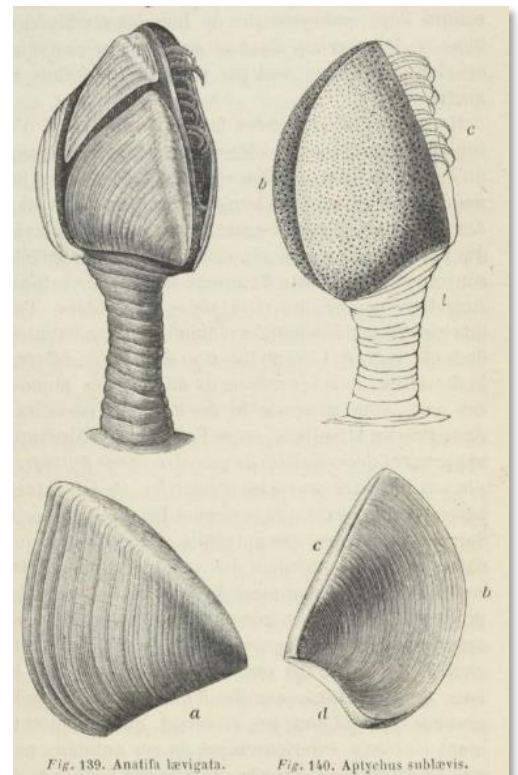
Fig. 27. und 28. ist eine rare gattung vil löcherichter Meermuscheln/Concha fossilis Tellinoides porosa. Diese Muscheln sind so leicht / und brüchig/ daß man sie gar selten ganz findet; können desto weniger sich und ihren ersten Ursprung verläugnen / weil sie keine/ oder geringe Versteinerung außgestanden. Die farb selbst ist aschgrau / etwan auch purpurbraun. Der Ort derselben/ und zweyer vorhergehenden Steinen/ ist der Lägerberg.

Auch für Georg Wolfgang Knorr, ein Kupferstecher und begeisterter Fossilien-sammler aus Nürnberg, war offensichtlich, dass es sich bei den von ihm 1755 abgebildeten Lamellaptychen aus Solnhofen um Abdrücke von Muschelschalen handelte. Zu seiner Abbildung (Tafel 34a) schrieb Knorr: «Was sich weiter in dieser Art Schiefer häufig findet, und gar oft vorkommt, sind die mit N. 4 und 5 bezeichneten Stücke, die erstere Figur, welche man öfters grösser und kleiner findet, kann nicht anderes, als der Eindruck von einer Muschel sein.»

Laut Germar (1827) und Wright (1878-86) hat Knorr die Aptychen als Reste von Rankenfusskrebseisen angesehen (wiederholt durch Trauth 1927). Aus der Arbeit von Knorr lässt sich das aber nicht entnehmen.

Zwei Jahre später veröffentlichte Ferdinand Jakob Baier, ebenfalls ein Nürnberger, mehrere detailgetreue Zeichnungen von Aptychen (Tafel XIV, vgl. Seite 5). Den Abschnitt übertitelte er mit «*De Bivalvibus Testaceis Fossilibus*», womit deutlich wird, dass auch er der Muschel-Hypothese folgte. Zwei Laevaptychen hielt Baier für Vertreter der Gattung *Chama*, die Lamellaptychen stellte er zu *Tellinoidae*.

Ernst Friederich Baron von Schlotheim verwendete 1820 in seinem Buch «Die Petrefaktenkunde» den Namen *Tellinites problematicus* und *Tellenites solenides*. Er glaubte, bei einigen Exemplaren einen Schliessmechanismus zu erkennen und vermutete eine Zugehörigkeit zur Gattung *Sanguinolaria* LAMARCK 1799. Er schrieb dazu: «*Dieses merkwürdige Geschöpf der Vorwelt, das sich im Ganzen nur selten findet, scheint ein ganz eigenthümliches Geschlecht ausgemacht zu haben, das bei den Versteinerungen der Form nach unter den Telliniten (Tellinidae BLAINVILLE) seine Stelle findet, aber höchst wahrscheinlich, vermöge der Beschaffenheit seines Muschelschlosses, welches einige Exemplare meiner Sammlung sehr deutlich zeigen, den Soleniten (Solenidae LAMARK) nahe verwandt ist und zu Gen. Sanguinolaria Lamarks gehören möchte. Er kommt von sehr verschiedener Grösse bis zum Durchmesser von 3 Zollen zum Vorschein. Seine Schale ist verhältnismässig sehr dick, mit lauter sehr kleinen vertieften Punkten besetzt, welche sich bey einigen Abänderungen in eine regelmässige punctirte Querstreifung ordnen.*»

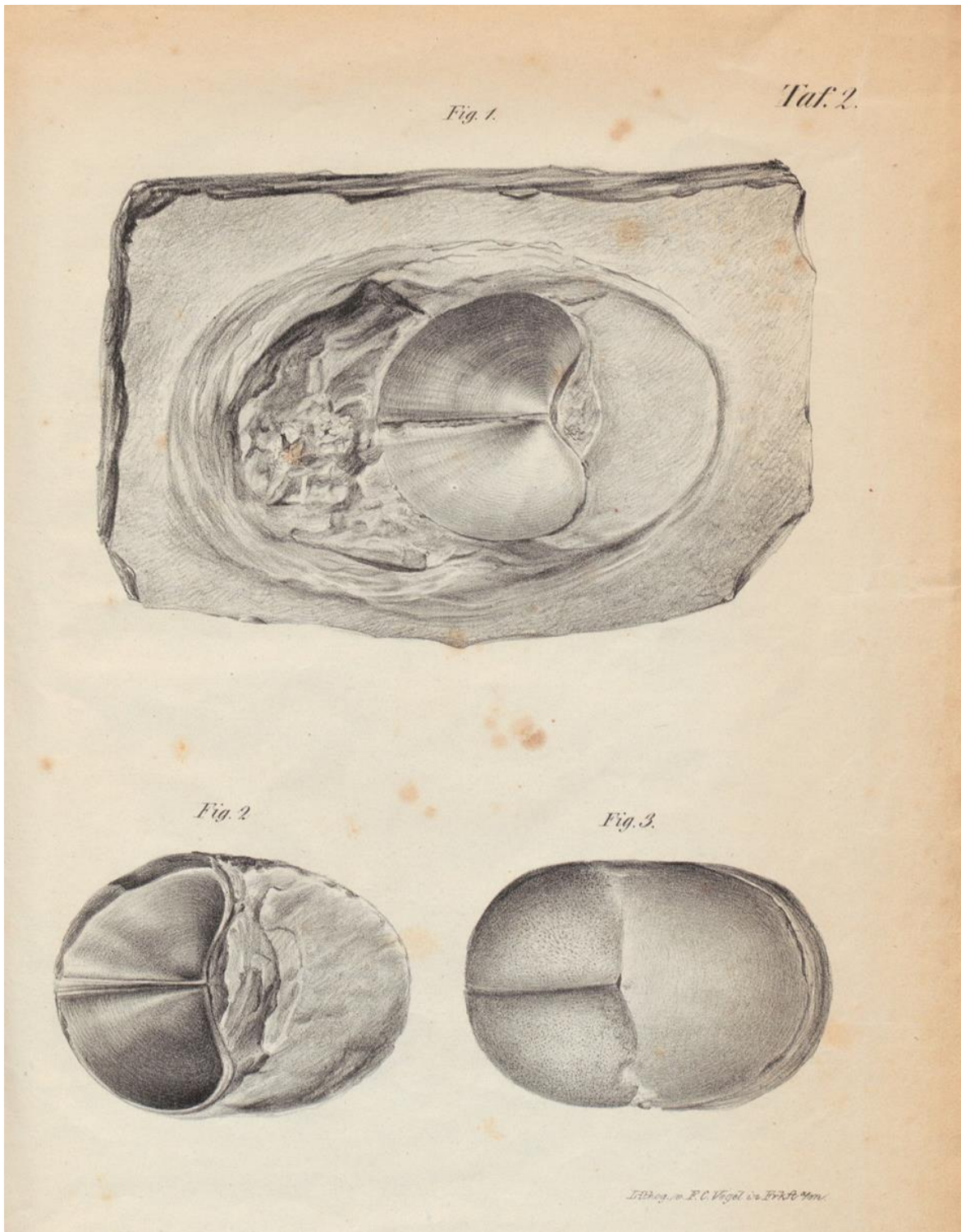


Das Aptychentier. Rekonstruktionsversuch von d'Orbigny (1850) basierend auf der Entenmuschel-Hypothese

Zweifel an der Muschelschalen-Hypothesen kamen aber bereits zu Beginn des 19. Jahrhunderts auf. Auch James Parkinson schien sich bei der Zuordnung der von ihm *Trigonellites* genannten Objekte unsicher zu sein. Er führte 1811 die Aptychen zwar im Textteil und den Tafeln unter den Muscheln auf, hielt sie aber «in jeder Hinsicht für abnormal». Die Schalen schienen ihm ungewöhnlich dick zu sein und Eindrücke von Schliessmuskeln fehlten im Gegensatz zu vielen Muschelschalen. Die Valven kamen paarweise vor und gehörten offenbar zusammen, doch trotzdem liessen sich die beiden Klappen nicht richtig schliessen.

Der französische Paläontologe Jacques-Amand Eudes-Deslongchamps (1794 bis 1867) bezeichnete 1835 die Aptychen als *Münsteria*, zu Ehren von Georg Graf zu Münster (1776 bis 1844), einem Pionier der Paläontologie. Die vier Jahr zuvor veröffentlichte Arbeit von Meyer und der von diesem vergebene Name «*Aptychus*» waren ihm offenbar nicht bekannt. Er stellte verschiedene Deutungsversuche einander gegenüber, kam aber, trotz einiger Zweifel, ebenfalls zum Schluss, es würde sich bei den Aptychen um Muscheln aus der Familie Solenidae LAMARK handeln. Er zog aber auch in Erwägung, dass es sich um innere,

einem Schulp ähnliche Schalen von Tintenfischen («Teudopsiden») gehandelt haben könnte. Eugène, der Sohn von Jacques-Amand und ebenfalls Paläontologe, vertrat 1864 aufgrund dieses zweiten Deutungsversuches die Meinung, sein Vater hätte die Aptychen nicht zu den Muscheln (Lamellibranchen) gestellt, sondern vermutet, es seien Reste von fossilen Tintenfischen.



Auszug aus Baier (1757) mit Illustrationen von in situ erhaltenen Laevaptychen aus Solnhofen. Die Arbeiter in den Plattenkalkbrüchen bezeichneten solche Funde als «Ochsenfüsse»

Die Entenmuschel-Hypothese

Bereits im 18. Jahrhundert stellten einzelne Gelehrte eine neue Hypothese auf. Sie vermuteten, es handle sich bei den Aptychen nicht um Muschelschalen, sondern um Reste von Rankenfusskrebse (Cirripedes). In der Tat zeigen die Aptychen-Valven Ähnlichkeiten mit den Scuta (nach lat. Scutum, dem grossen Holzschild der römischen Legion) genannten Platten von Entenmuscheln. Der Schweizer Pfarrer und Naturwissenschaftler Elie Bertrand erwähnte die Hypothese erstmals im Jahre 1763. Er beschrieb die Aptychen in seinem *Dictionnaire universel des fossiles* unter dem Abschnitt *Conque Anatifera*.

Entenmuscheln

Bei den Entenmuscheln (Pedunculata) handelt es sich entgegen ihrem Namen nicht um Mollusken, sondern um Krebstiere der Teilklasse Rankenfusskrebse (Cirripedia). Der Körper der Entenmuscheln wird von einer Carapax umschlossen, die aus zwei oder mehr Kalkklappen besteht und bei einigen Arten stark an Muscheln erinnert. Weit verbreitet ist vor allem die Art *Lepas anatifera*, die sich mit ihrem muskulösen Stiel an Treibgut aber auch an Meeresschildkröten und andere grosse Wirbeltiere anhaftet. Andere Arten wie *Pollicipes* leben vor allem im Gezeitenbereich von Felsküsten. Die Krebstiere ernähren sich von Plankton, das sie mit ihren Cirren heranstrudeln und filtern.

Wenige Jahre später machte sich auch der Naturforscher Pedro Franco Davila dazu Gedanken. Davila stammte aus Guayaquil in Ecuador, das damals zum Vizekönigreich Peru gehörte, lebte später aber in Spanien und Frankreich. Er baute eine grosse Sammlung von Natur- und Kunstgegenständen auf, die er 1771 dem spanischen König Karl III. überliess und als Direktor des Kabinetts für Naturgeschichte in Madrid weiter betreute. Davila fand, die paarigen Aptychenklappen seien nicht von denjenigen von «Concue anatifere» (*Lepas anatifere*) zu unterscheiden. Die Aptychen («*Tellinoïdes*») stellte Davila daher zur Familie Pollicipédites. Auch die von Davila beschriebenen Funde, vermutlich Laevaptychen, stammten vom Rand, der Umgebung von Solnhofen und von Reutlingen. Davila bildete in seiner Arbeit keine *Tellinoïdes* ab. Trotzdem sind auf der Tafel V seines Buches die beiden Klappen einer Lamellaptychus erkennbar. Die beiden längs gestreiften Klappen hielt Davila für einen versteinerten Vogelschnabel.

Ein irreführender Name

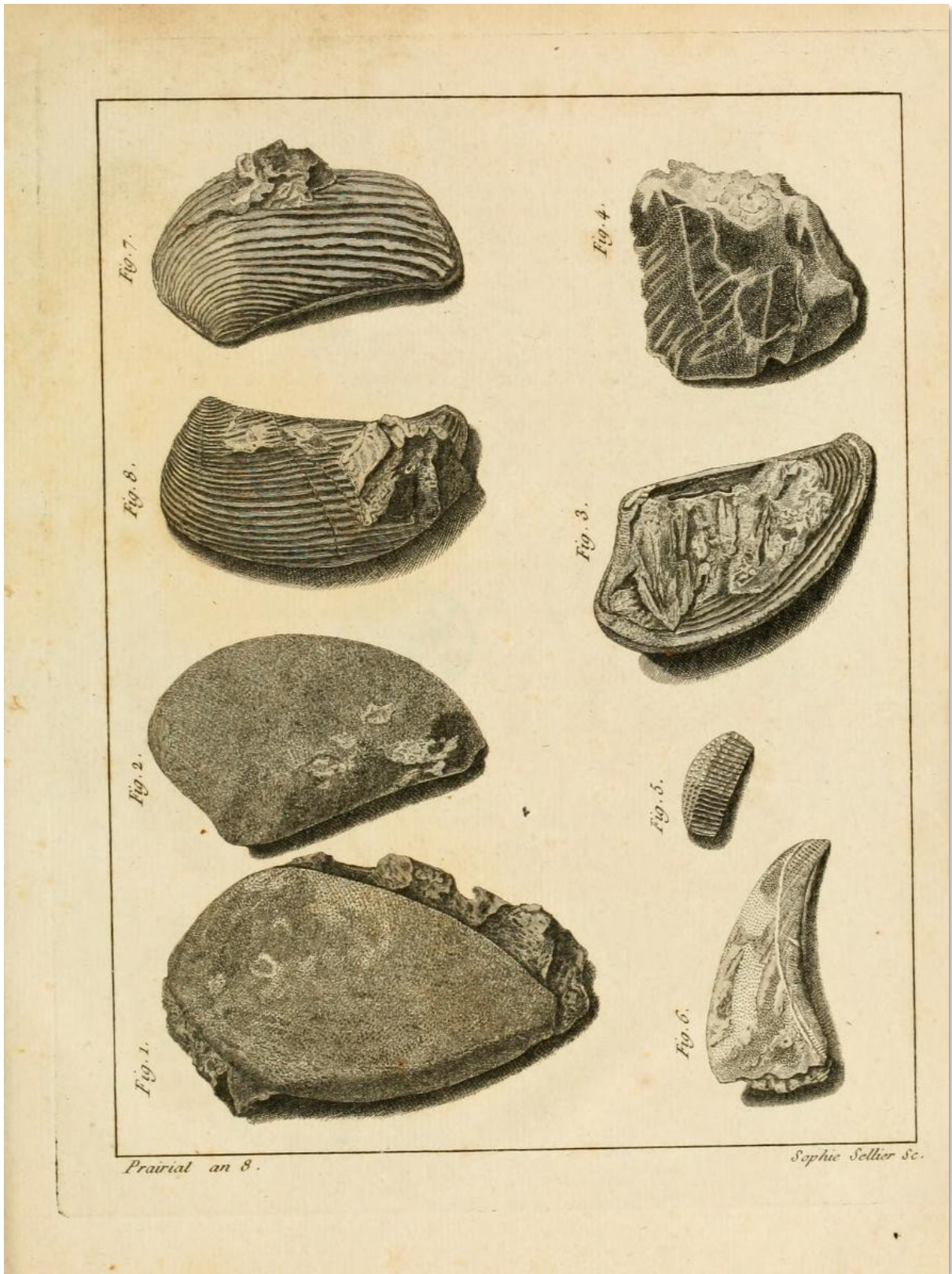
Der Name «Entenmuschel» ist gleich doppelt falsch. Erstens handelt es sich nicht um Muscheln und zweitens haben sie mit Enten nichts zu tun (einmal abgesehen davon, dass sie auf dem Speiseplan von Seevögeln stehen). Der Name geht auf einen alten Irrglauben zurück. Man nahm nämlich an, aus den Tieren würden Entenvögel, genauer gesagt die kleine Ringelgans schlüpfen. Vermutlich liegt der Grund dafür in den feinen Cirren, die aus den leicht geöffneten weissen Klappen hängen. Mit etwas Fantasie sieht dies ähnlich aus wie Federn, die aus einem Ei heraus ragen.

Auch der deutsche Ernst Friedrich Gernar, Professor zu Halle, beschrieb 1827 Aptychen aus Solnhofen. Er bezeichnete diese als *Lepadites problematicus* und schrieb darüber: «...und wenn auch schon dieses Tier in keine der jetzt bestehenden Gattungen ganz passt, sondern einer eigentümlichen Gattung der Vorwelt angehört haben mag, so beurkundet sich doch seine Verwandtschaft mit Anatifa u.a. Cirripeden sehr vielseitig.»

Wie die Ente aus der Muschel kam

1772 erschien die «Conchyliologie» des Dezallier von Argonville, ein umfangreicher Band über rezente Schalentiere, die prächtige, teilweise colorierte Tafeln enthält. Argonville beschrieb darin auch die Fabel von der Entenmuschel: «Die Rottgans, eine Art Seevogel, etwas grösser als die Meerente, soll aus den Entenmuscheln ausfliegen und aus dem verfaulten Holz der Schiffe und aus dem Meerschäum entstehen.» Argonville fand zwar, «solche Arten von Erzeugungen finden sämtlich in einer guten Naturlehre keinen Glauben mehr». Seine Erklärungen muten heutzutage aber ebenfalls befremdlich an: «Es ist freilich nichts gewissers, als dass ein Fisch in der Muschel ist, aber das ist Unwahrheit, dass Seevögel und die Rottgans darinnen natürlich wachsen, und dass sich der Fisch durch die befruchtende Kraft der Sonne in einen Vogel verwandle. Die Seevögel bauen ihre Nester in den Seepflanzen und in verschiedenen Muschellagen, und verjagen, wenn sie jetzt anfangen wollen zu legen, den Fisch durch vielfältiges Picken aus seiner Schale, und legen die Eier an dessen statt hinein. Sind nun die Jungen gross, so durchbrechen sie ihr Gefängnis und fliegen davon. Es könnte also geschehen, dass das Ei der Rottgans, welches sehr klein, weich und mit einem Schleim, vermög dessen es sich an alle Körper, die es antrifft, anhängt, umgeben, bei dem Eröffnen der Entenmuschel im Meer, hineinkäme. Das Ei könnte sich auf diese Art auf den Fisch der Entenmuschel anhängen und als ein ächter Schmarotzer von ihm eben so gut als von dem Meerwasser seine Nahrung ziehen.»

Basierend auf der Entenmuschel-Hypothese erstellte der berühmte französische Naturwissenschaftler Alcide d'Orbigny im Jahre 1849 eine Rekonstruktion des «Aptychen-Tieres», die einige Jahre später auch der Schweizer Paläontologe Francois Jules Pictet in seiner «*Traite élémentaire de paléontologie*» abbildete. Zwei Jahre nach d'Orbigny's Zeichnung erschien aber Charles Darwins Monografie über die Rankenfusskrebse Grossbritanniens. Darwin führte verschiedene Gründe auf, weshalb es sich bei den Aptychen trotz der Ähnlichkeit mit den Scuta nicht um Teile von Cirripedes handeln konnte. So hielt er den Aufbau der Klappen für «eigenartig gitterartig» und er wundert sich ob der oftmals weit geöffneten Fundposition. Die Platten der Rankenfusskrebse wurden dagegen nicht durch Ligamente oder ähnliche Verbindungen zusammengehalten. Darwin fasste zusammen: «*From the several reasons now given, it does not appear to me that Aptychus, until weightier evidence is adduced, can be safely admitted as a Cirripede.*» Darwins Argumente waren überzeugend. Die Entenmuschel-Hypothese war damit vom Tisch.



Tafel aus Deluc «Description du Mont Voiron, près Geneve, et de deux fossiles qu'on y trouve», 1800. Deluc verwendete die Bezeichnung «Bufonites», hielt die Aptychen aber für die Gaumenzähne von Fischen.

Die Geschichte mit den Fisch-Kiefern

Einen neuen Gedanken brachte der französische Paläontologe Chevalier Bourdet de la Nièvre 1822 ins Spiel. Bourdets Studien zu fossilen Fischzähnen waren die ersten ihrer Art. Allerdings enthalten die Arbeiten von Bourdet auch Plagiate und Fälschungen (vgl. dazu Brignon, 2016). Bourdet vermutete, bei den Aptychen handle sich um Kieferreste von Fischen. Dem entsprechend vergab er auch einen neuen Namen: *Ichthyosiagones*. Wie wir heute wissen, lag Bourdet mit der Zuordnung zu den Wirbeltieren weit daneben. Andererseits traf er in Bezug auf die Funktion der Aptychen ins Schwarze. Es war vor allem der mehrschichtige Aufbau mit einer zellig-porösen Mittelschicht, die Bourdet an Kieferplatten von Fischen denken liess. Bourdet war nicht der erste, der die Herkunft der Aptychen bei den Fischen vermutete. Bereits im Jahre 1800 hatte Guillome-Antoine Deluc, der Bruder des Schweizer Naturforschers Jean-André Deluc, Laevaptychen und Lamellaptychen vom Mont Voiron bei Genf beschrieben. Er bezeichnete die Fossilien als *Bufonites*, hielt diesen Namen aber für falsch und vermutete, es seien «flache Zähne unterschiedlicher Form, die den Gaumen bestimmter Fische wie Pflastersteine auskleiden».

Krötensteine

Der Name *Bufonites* oder Krötenstein ist seit dem Mittelalter bekannt. Als *Bufonites* wurden verschiedene Fossilien wie Belemniten, Seeigel oder Fischzähne bezeichnet, denen man heilende Kräfte nachsagte. Man glaubte, Krötensteine bildeten sich im Körper von Fröschen und Kröten. Auch Objekte mit Oberflächen, die an die warzige Haut von Kröten erinnerten (wie die Aptychen), wurden *Bufonites* genannt.

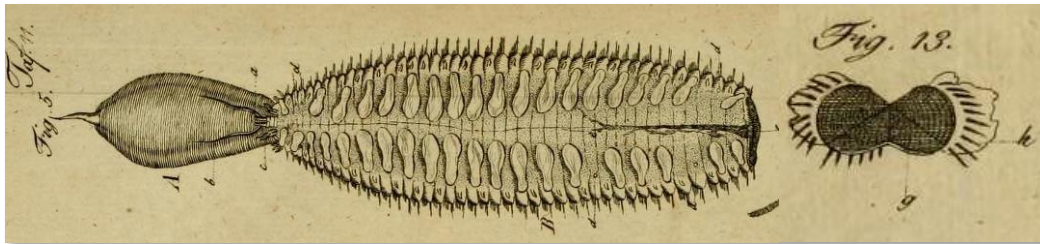
Weitere Irrwege

Bereits erwähnt wurde, dass Davila 1767 ein Paar Lamellaptychen aus Solnhofen für einen versteinerten Vogelschnabel hielt. Allerdings war Davila nicht der Ansicht, Aptychen seien generell Vogelschnäbel. Er liess sich lediglich von der Form und Ablagerungsposition eines einzelnen Fundes täuschen. Ein weiterer Deutungsversuch, der nicht auf einer vertieften Analyse beruhte, kam 1829 von Lorenz Oken, Herausgeber der enzyklopädischen Zeitschrift «Isis». Bei der Beschreibung von Exponaten der naturwissenschaftlichen Sammlung Berlin mutmasste Oken, es könnte sich bei *Tellinitis problematicus* um Brustschilder von Würmern gehandelt haben. Seine Erwägung zog er aber gleich selbst in Zweifel: «Auffallend ist es, dass viele (*Tellinitis*) in der Mündung von *Nautiliten* liegen und beide Schalen immer aufgeklappt sind, als wenn sie nicht einer Muschel, sondern einem wurmartigen Tiere angehörten, ähnlich dem Brustschilde von *Thalassema*



Davila's «Vogelschnabel», Tafel 5/L

scutatum RANZANI. Dann müsste aber der Wurm eine ungeheure Grösse gehabt haben.»



Thalassema scutatum mit Brustschild (Fig. 13), bei dem Oken vermutete, es könnte sich um Aptychen handeln (Tafel 11 aus Oken 1817).

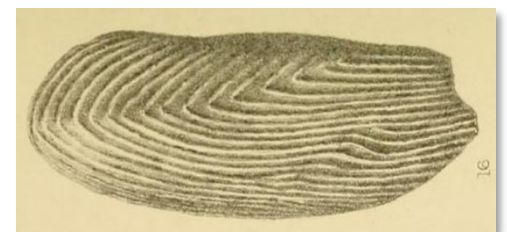
Salvador Scalia vermutete 1922, es handle sich bei den Aptychen um Reste von Fressfeinden der Ammoniten. Auf diese Weise erkläre sich der Umstand, dass die Klappen oft in den Wohnkammern von Ammoniten, also ihren Beutetieren, gefunden wurden. Der Erklärungsversuch von Scalia entspricht damit demjenigen von Meyer, nur mit umgekehrten Vorzeichen. Als Räuber hatte Scalia Phyllocariden im Verdacht, ein Gruppe mariner Krebse, deren Panzer (Carapax) aus zwei Klappen bestehen, die an der Rückseite verwachsen sind.

Auch eine Verbindung zu den Belemniten wurde hergestellt. In seiner Arbeit aus dem Jahre 1869 über die Aptychen der Kreide deutete der Engländer H.P. Blackmore einzelne Funde als Proostracum von *Belemnitella mucronata* SCHLOTHEIM und *quadrata* D'ORBIGNY. Der Grund dafür lag unter anderem am Vorkommen beider Fossilien in den gleichen Schichten. Ausserdem hielt Blackmore die «halbkristalline Struktur» der Aptychen für identisch mit der Beschichtung der Belemniten-Alveolen.

Ein unbekanntes Weichtier?

Eduard Rüppell beschrieb 1829 verschiedene Funde aus Solnhofen. Bei den Lamellaptychen von Opeilien (Schlotheims *Tellinites selenoides*) fielen ihm zwei Besonderheiten auf: Erstens fehlte ein Schliessmechanismus (Schloss und Zähne) obwohl die Klappen paarweise abgelagert wurden. Und zweitens fanden sich die Klappen oft in den Wohnkammern von Ammonitenabdrücken. Rüppell vermutete daher, es handle sich bei den Klappen um Wohnkammer-Deckel (Operculum) von Ammoniten. Was nun den zugehörigen Ammoniten anbelangte, wunderte sich Rüppell darüber, dass keine Septen (Kammerscheidewände) erkennbar waren. Er folgerte, dass das Tier auch zu Lebzeiten keine Kammern besessen hatte und dass es sich um eine «ganz neue eigene Abteilung» handle.

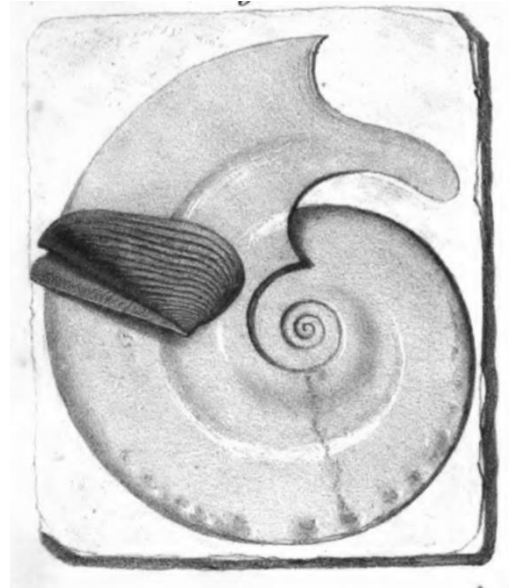
In Bezug auf die Laevaptychen, die Schlotheim *Tellinites problematicus* nannte, kam Rüppell zu einem ganz anderen Schluss. Die Umriss der Wohnkammer von *Aspidoceras* interpretierte Rüppell als Reste von Muskelgewebe eines Weichtiers, «wovon sich bis jetzt kein Typus in der lebenden Schöpfung vorfand.» Er vermutete, bei der Muskelmasse des unbekanntes Mollusken könnte es sich um den Fuss einer den Gattungen *Coricella* oder *Rimula* ähnlichen Meeresschnecke gehandelt haben.



Aptychus rugosus (aus Sharpe 1853, Tafel XXIV, Fig. 9), von Blackmore (1896) als Proostracum eines Belemniten interpretiert

Auch Meyer, der 1831 den Namen «Aptychus» für die sonderbaren Fossilien eingeführt hatte, glaubte bei einigen Exemplaren Reste von Weichteilen zu erkennen. Er nahm daher an, bei den Aptychen handle es sich um die inneren Schalen eines bisher unbekanntes Weichtieres. Für den Umstand, dass die Klappen oft in den Wohnkammern von Ammoniten gefunden wurden, hatte Meyer eine Erklärung: Das Aptychen-Mollusk war ein Beutetier der Ammoniten.

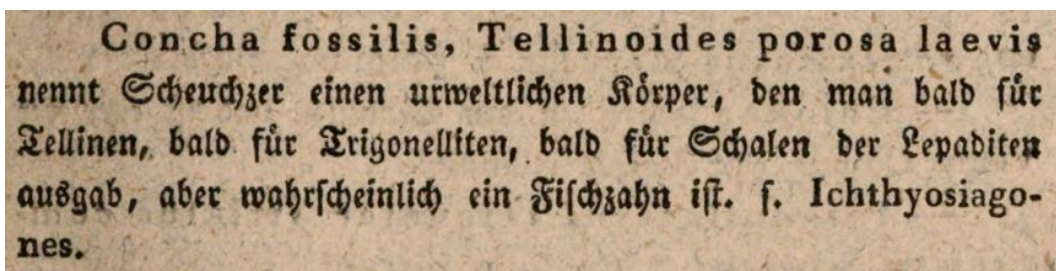
Der bereits früher erwähnt Paläontologe Jacques-Amand Eudes-Deslongchamps hatte 1835 vermutet, bei den Aptychen (von ihm *Münsteria* genannt) könnte es sich um den Schulp oder eine diesem ähnliche Innenschale eines Tintenfisches gehandelt haben, den er *Teudopsis* nannte. Sein Landsmann, Henri Coquand (1813 – 1881) nahm diesen Gedanken 1841 auf, stellte *Münsteria* zu Mayer's *Aptychus* und sah in diesen die innere Schalen eines ausgestorbenen Kopffüßers, der mit den Kalmaren (*Loligo*) verwandt war.



Tafel 68/6L, Opperl (1863): Ammonites Thoro («Glochiceras thoro») aus Solnhofen

Ein innerer Knochen der Ammoniten

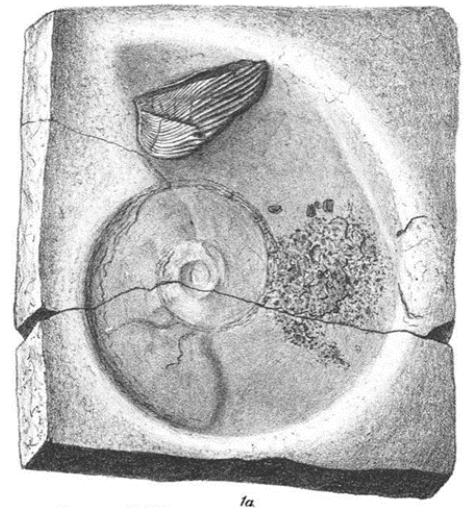
Ab den 30er-Jahren des 19. Jahrhunderts setzte sich die Erkenntnis immer stärker durch, dass es sich bei den Aptychen um Hartteile von Ammoniten handelte. Dazu beigetragen hatten neue Funde aus dem deutschen Solnhofen mit *in situ* in der Wohnkammer von Ammoniten erhaltenen Aptychen. Leopold von Buch berichtete 1849 vom Besuch der Leuchtenbergischen Sammlung zu Eichstätt mit «vielen Hunderten von Ammoniten mit eingeschlossenen Aptychen». Er schrieb weiter: «Alle Anwesenden (Geognosten) konnte es hier nach dem Anblick so vieler Stücke gar nicht mehr zweifelhaft sein, dass der Aptychus ein Ammonitenstück sei; auch überzeugt man sich, dass jede Art von Ammoniten ihren eigenen Aptychus besitze, und dass es ein Irrtum sei zu glauben, man fände sehr abweichende Formen dieses Stücks in der derselben Art von Ammoniten.» Umstritten war aber weiterhin die Funktion der Aptychen und dies sollte auch noch lange so bleiben.



Eintrag zu den Tellinoides aus Krüger, 1825

Dem deutschen Geologen Christian Leopold von Buch (1774 bis 1853) schien die von Rüppel und Voltz aufgestellte Operculum-These unglaubwürdig. Die Position der Aptychen im «Innern des Tieres» widerlegte seiner Meinung nach diese Hypo-

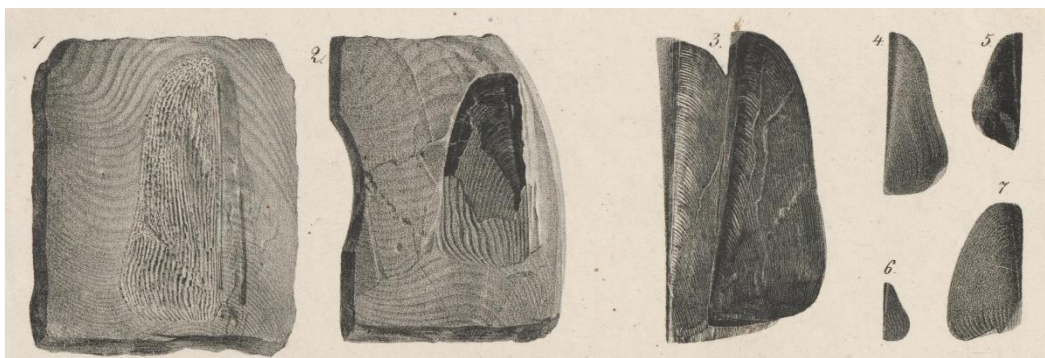
these. Zudem vermutete von Buch, der Aptychus sei am Siphon befestigt gewesen. Er legte seinem Bericht ein Schreiben des Zoologen Burmeister aus Halle bei. Burmeister verglich die Aptychen mit dem Schulp der Kalmare und vermutete eine Schutzfunktion der Aptychen. Er argumentierte, die *«ganze Bauchfläche des Tieres zwischen den Ohren (Apophysen) ragte frei über die Schalenwand hervor und war jeder Verletzung preisgegeben»*. Vor allem die Kiemen schienen Burmeister ohne einen derartigen Schutz gefährdet. Die Zweiteilung der Aptychen war laut Burmeister nötig, um deren Formveränderungen zu gewährleisten. Auf diese Weise wurde der Wasserstrom von und zu den Kiemen nicht behindert. Ausserdem mussten die Aptychen bei einem Rückzug in das Schaleninnere verfalzt werden können.



Ammoniten-Brut mit bereits entwickelten Aptychen aus Michel (1894)

Für Friedrich August Quenstedt bestanden 1849 keine Zweifel mehr, dass die Aptychen zu den Ammoniten gehörten. Er hielt fest: *«Heutiges Tages kann gar kein Zweifel mehr statt finden, dass dieselben zu den Ammoniten gehören, nur das ist die schwierige Frage, welche Organe sie daran bilden mögen?»* Zwei mögliche Funktionen wurden damals genannt. Einerseits die von Rüppel und Voltz aufgestellte Hypothese eines Ammonitendeckels und andererseits die Annahme, es habe sich um einen *«inneren Knochen»* gehandelt. An der ersten These zweifelte Quenstedt, denn *«abgesehen von der Organisation der Schalen passt ihr Umriss gar nicht genau zur Öffnung der Ammoniten-Röhre»*. Nach Quenstedt musste es sich daher um einen anderen inneren Knochen oder Knorpel gehandelt haben.

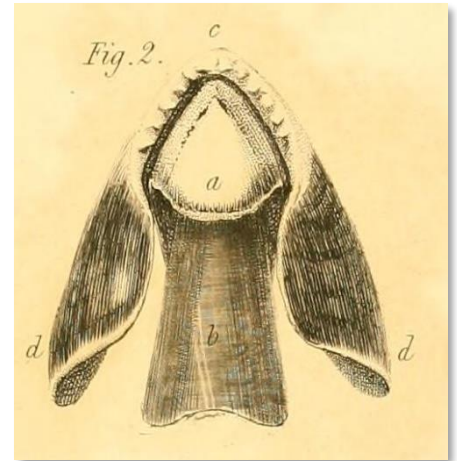
Quenstedt ordnete die unterschiedlichen Aptychenformen verschiedenen Ammoniten bzw. Gruppen von Ammoniten zu. Auch die Bedeutung der Aptychen für die Stammesgeschichte der Ammoniten erkannte er: *«Dereinst werden diese Schalen wichtige Hilfsmittel für die Sonderung der Ammoniten in Familien geben, jetzt ist dazu die Zeit noch nicht reif.»*



Ausschnitt aus Tafel 23, Quenstedt (1849)

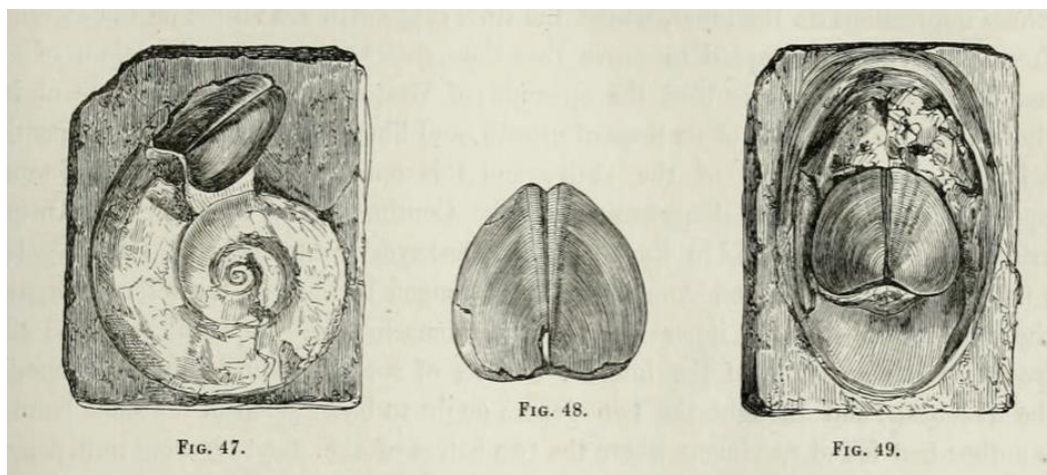
Wie Quenstedt hielt Albert Oppel die Aptychen für innere Schalenteile, ohne über deren Funktion zu spekulieren. Auch er nutzte die Aptychen für die Bestimmungen einzelner Ammoniten-Arten. 1863 schrieb er in seinem zweiten Band über die jurassischen Cephalopoden (Seite 248): *«Öfters bieten die Aptychen sehr*

charakteristische Anhaltspunkte dar, welche zur leichteren Unterscheidung benachbarter Arten beitragen. Bei den am besten erhaltenen Exemplaren des lithographischen Schiefers zeigte es sich, dass jede Ammoniten-Spezies auch ihren besonderen Aptychus besitzt, welcher sich von dem Aptychus der übrigen Ammoniten-Arten unterscheiden lässt. Durch diese Tatsache wird eines der gewichtigsten Argumente beseitigt, welches schon öfters geltend gemacht wurde, um die Zugehörigkeit der Aptychen zu den Ammoniten zu bestreiten. Es lässt sich gegenwärtig noch nicht entscheiden, ob auch die in anderen Schichten vorkommenden Ammoniten ursprünglich sämtlich Aptychen besaßen. Bei manchen Arten hat es den Anschein als würden diese inneren Schalenteile gänzlich fehlen; in vielen Fällen werden sich aber mit der Zeit Nachweise noch liefern lassen. Dass im lithografischen Schiefer, wie in den liasischen Posidonomyen-Schichten, die Aptychus-Schalen besonders häufig noch in ihrer natürlichen Lage in der Wohnkammer des Ammoniten angetroffen werden, erklärt sich aus dem ungestörten ruhigen Absatz der Niederschläge während der Bildung jener Formationen, einem Vorgang, welchem auch die übrigen Fossilreste des lithografischen Schiefers ihr gute Erhaltung verdanken.»



Owen (1832): Illustration des Unterkiefers (c, d) von Nautilus pompilius (Tafel 8/2)

Der englische Forscher Hugh Edwin Strickland vermutete 1845 unter anderem, bei den Aptychen könnte es sich um Verhärtungen des Haftbandgürtels der Ammoniten gehandelt haben. Er bezog sich dabei auf eine Arbeit des englischen Paläontologen Richard Owen aus dem Jahre 1832 über den rezenten *Nautilus pompilius*, in welcher Owen solche Haftbandgürtel beschrieb. Bemerkenswert: Owen's Bericht enthielt auch eine detaillierte Illustrationen des Nautilus-Unterkiefers, zu dem Strickland aber keinen Bezug herstellte.



Aptychen-Abbildungen aus Thomas Wrights Ammoniten-Monografie, 1878-1886

Die Nidamentaldrüsen-Hypothese

Der deutsche Geologe Christian Keferstein (1784 bis 1866) vermutete erstmals, es könnte sich bei den Aptychen um verkalkte Schutzdeckel der Nidamentaldrüsen weiblicher Ammoniten gehandelt haben. Solche paarig angeordneten Drüsen

besitzen die meisten der heute lebenden Cephalopoden. Sie dienen der Abscheidung der Eierschalen. Ob auch die Ammoniten Nidamentaldrüsen besaßen, ist nicht bekannt. Die viel feiner gebauten Anptychen hielt Keferstein dagegen für eine dem rezenten Nautilus ähnliche Kopfklappe. Die These des Nidamentaldrüsen-Deckels wurde in den darauf folgenden Jahren von weiteren Paläontologen (Zieten 1868 und Waagen 1870) aufgenommen und hielt sich längere Zeit. Der deutsche Geologe und Paläontologe Johannes Walther modifizierte 1867 die These und vermutete, die Aptychen seien zwar von den Nidamentaldrüsen gebildet worden, hätten aber nicht als Schutzdeckel für die Drüsen selbst, sondern für die Eier gedient. Walther ging davon aus, dass die Aptychen zusammen mit den Eiern als deren Schutzapparat an geschützten Stellen des Meeres abgesetzt wurden. Dies erkläre, weshalb Aptychen und Ammonitenschalen oft getrennt voneinander gefunden wurden. Die These geriet ins Wanken nachdem Funde von Ammoniten-Brut zeigte, dass alle Tiere, nicht nur die weiblichen, Aptychen besaßen (vgl. u.a. Michel, 1894).

Deckelorgan der Ammoniten

Die auffällige Übereinstimmung der Umriss der beiden Valven mit der Öffnung des Ammonitengehäuses blieb nicht unbemerkt. 1829 vertrat Eduard Rüppell, wie vorgängig bereits erwähnt, als Erster die Ansicht, zumindest bei einem Typ von Aptychen handle es sich um das Operculum, also um den Schalendeckel von Ammoniten. Wenige Jahre später verfasste Ober-Berg-Inspektor Philippe Louis Voltz, ein französischer Bergbauingenieur und Geologe, eine Abhandlung, in der er die Operculum-These detailliert begründete. Voltz hielt erstmals alle Aptychen, gleich welcher Form, für Gehäusedeckel von Ammoniten. Er erklärte auch zutreffend, welche Prozesse dazu geführt hatten, dass in manchen Schichten zwar viele Aptychen, auch nur selten Gehäuse von Ammoniten vorkamen. In den folgenden Jahrzehnten folgten immer mehr Paläontologen dieser These. Strickland veröffentlichte 1845 einen Beitrag über «kalkige Körper» in Ammonitenwohnkammern, welche die Fossilien-Sammlerin Mary Anning an der Südküste Englands gefunden hatte. Anning hatte vermutete, es handle sich um Reste des Tintensackes.

Mary Anning

Mary Anning (1799 – 1847) wuchs in ärmlichen Verhältnissen in Lyme Regis auf und begann bereits in jungen Jahren Fossilien zu sammeln und für ihren Lebensunterhalt zu verkaufen. Als 12jährige entdeckte sie das Skelett eines Ichtyosauriers, später folgten weitere wissenschaftlich sehr wertvolle Funde.

Strickland war sich sicher, dass es sich um Reste von Ammoniten handelte. Bei der Bestimmung der Funktion blieb er offen, schien aber der Ansicht zugeneigt, es handle sich um Verschlussklappen ähnlich den Kopfschilden des rezenten Nautilus oder um Verhärtungen des Haftbandgürtels, welcher das Ammonitentier mit der Schale verband. Deutlicher äusserte sich 1857 Daniel Sharpe, der in seiner Arbeit

über die Mollusken aus der englischen Kreide die Aptychen als Deckel von Ammoniten bezeichnete.

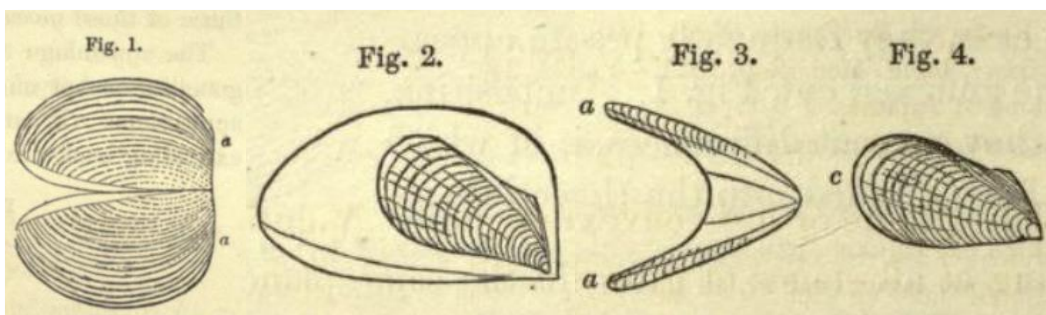
Eine Analogie zur Kopfkappe des rezenten Nautilus vermutet auch der schottische Arzt und Paläontologe Thomas Wright in seiner in den Jahren 1878 – 1886 erschienen Monografie über die Lias-Ammoniten der Britischen Inseln.

In der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts waren es vor allem die Arbeiten von Trauth (1927) und Schindewolf (1958), welche die Operculum-These weiter festigten. Allerdings wurde der These von einigen Paläontologen weiterhin widersprochen. So hielt es Karl Beurlen (1957) für *«unwahrscheinlich, dass Schwimmformen sich völlig in ihr Gehäuse zurückziehen und dieses dann auch noch mit einem Deckel verschliessen.»* Die Zweiteilung der Aptychen sprach nach Ansicht von Beurlen gegen eine Deutung als Verschlussklappe. Ausserdem hätten Apophysen die Verschlussfunktion verhindert.

Aptychenstudien

1927 hielt Friedrich Trauth in seinen «Aptychenstudien» fest: *«Heute, nachdem die für und gegen den Operculacharakter der Aptychen sprechende Gründe oft und eingehend gegen einander abgewogen worden sind, wird man an der Belanglosigkeit des «Gegen» kaum mehr einen Zweifel hegen können. Das Verhältnis zwischen Grösse und Form der Aptychen und der sie beherbergenden Ammonitenwohnkammern, das Vorhandensein einer wohlausgeprägten rippigen, ja selbst stacheligen Skulptur auf der Konvexseite bestimmter Aptychen, die mit einem inneren Organe gewiss unmöglich in Einklang zu bringen wäre, und endlich die schon mehrmals geglückten Funde von Ammonitengehäusen, die tatsächlich von Aptychen in Deckelart genauestens zugeschlossen werden, sprechen eine zu deutliche Sprache.»*

Otto H. Schindewolf befasste sich 1958 eingehend mit dem Bau und der Funktionsweise von Aptychen. Er beschrieb einen *Physodoceras* mit Aptychus «in Verschlussstellung» und glaubte, damit den endgültigen Beweis dafür erbracht zu haben, dass es sich bei den Aptychen um Deckelorgane der Ammoniten handelt habe.



Abbildungen aus Meek & Hayden, die 1864 erstmals die Kiefer-Hypothese publizierten

Die Lösung

Am 5. September 1835 zeigte der Niederländer Jacob Gijbert Samuel van Breda an der Abendsitzung in Mézières in den Ardennen (heute Charleville-Mézières) den Mitgliedern der Société Géologique de France Abbildungen, die darlegten, dass Aptychen Reste von Unterkiefern von Ammoniten waren. Van Breda war damit der erste, der den Bezug zu Ammoniten-Unterkiefern herstellte. Rund 30 Jahre später publizierten die US-amerikanischen Geologen Fielding Bradford Meek und Ferdinand Vandeverer Hayden erstmals die Ammonitenkiefer-Hypothese. Sie erwähnten auch, dass Breda diese Hypothese bereits früher geäußert hatte. Es sollte aber noch mehr als hundert Jahre dauern, bis sich die Theorie durchsetzen konnte. 1967 verfassten Ulrich Lehmann und Darcy Closs zwei Arbeiten über die Radula und den Kieferapparat von Ammoniten und Goniatiten. Schliesslich brachten die weiteren Publikationen und Vorträge von Lehmann den Durchbruch. Heute ist unbestritten, dass es sich bei den Aptychen um die Unterkiefer von Ammoniten handelt.



Jacob van Breda (1788 – 1867), niederländischer Zoologe, Botaniker und Paläontologe

Meek und Hayden

Fielding Meek und Ferdinand Hayden untersuchten 1853 die Badlands in South Dakota und Nebraska über die Hayden später berichtete («On the Geology and Natural History of the upper Missouri»). Gemeinsam publizierten Meek und Hayden 1864 eine Arbeit über die Invertebraten, die mehrheitlich auf Funden der Warren-Expeditionen 1855 und 1856 beruhte. Gouverneur Kemble Warren, im Sezessionskrieg General der Unionsarmee, erkundete vor Kriegsausbruch die Gebiete des damaligen Nebraska Territory, erstellte Karten und sammelte umfangreiches Material, das er dem Smithsonian Institute zustellte. Hayden führte nach dem Bürgerkrieg im Auftrag der US-Regierung weitere Untersuchungen in den Western Territories durch. Bekannt ist vor allem sein Beitrag zur Gründung des Yellowstone-Nationalparks. Haydens Expedition von 1872 und die Bilder und Fotografien, die er von dort mitbrachte, waren wegweisend für die Gründung des ersten Nationalparks der Welt.

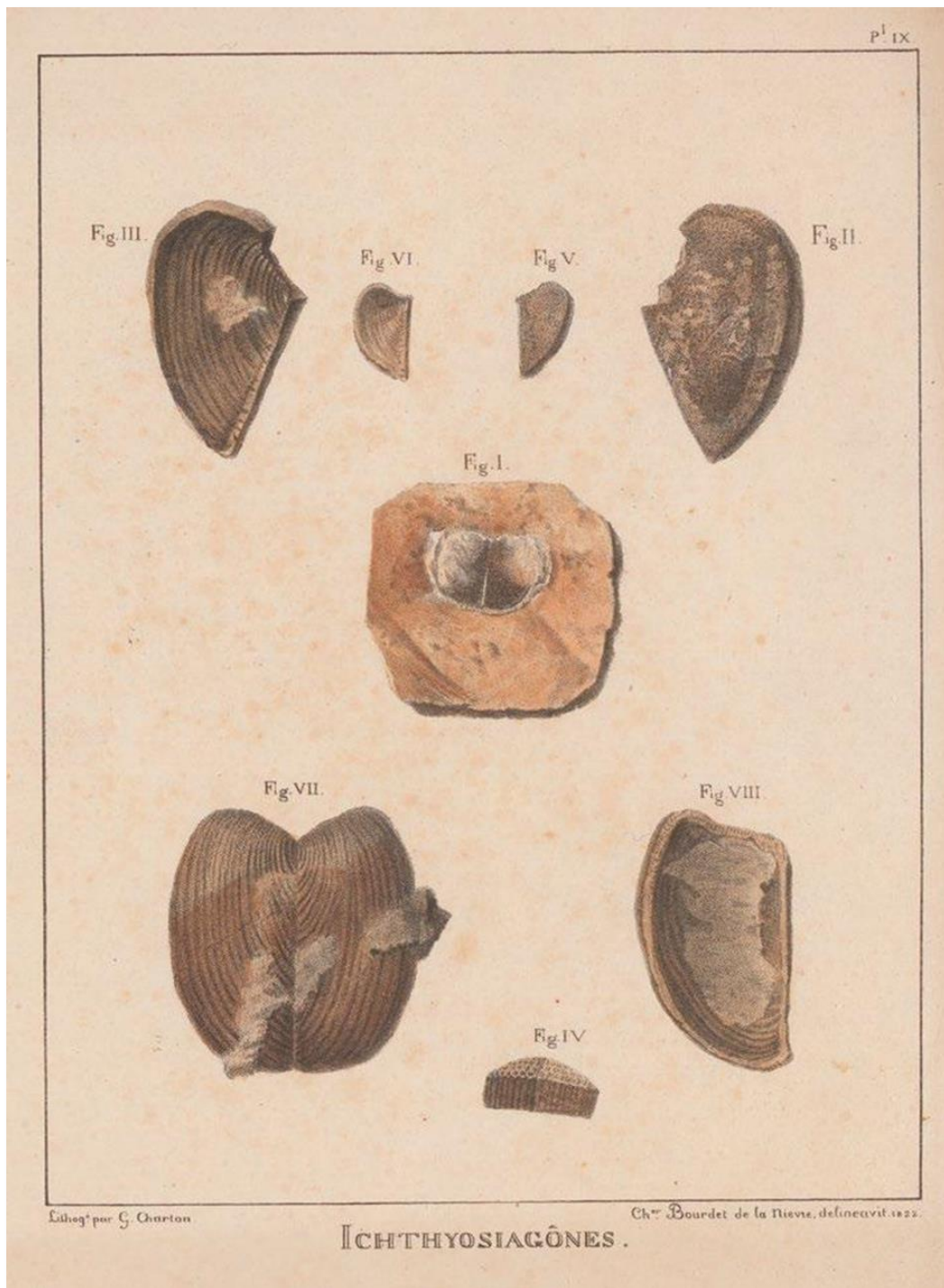
Erfüllten Aptychen eine Doppelfunktion?

Aktuelle Arbeiten, wie diejenige von Tanabe et al. (2015) bestätigen die Kieferfunktion der Aptychen. Inzwischen liegen von mehr als 150 Ammonitidae-Arten Funde von Kieferapparaturen *in situ* vor. Es bleibt hingegen die Frage, weshalb die Form der aufgeklappten paarigen Aptychen auffällig mit derjenigen der Gehäuseöffnung übereinstimmt. Lehmann & Kulicki (1990) sowie Seilacher (1993) zogen daher eine Doppelfunktion der Aptychen in Betracht. Demnach hätten zumindest bei bestimmten Ammonitengattungen die Unterkiefer auch zum Verschluss der Wohnkammer gedient. Die Schutzschildfunktion könnte dabei eine Anpassung gewesen sein an das verstärkte Aufkommen von Fressfeinden (u.a. Knochenfische)

in der Jura- und Kreidezeit. Dies würde auch die wesentlich massiveren Laevaptychen mit ihrer dicken Kalzitaufgabe erklären.

Auf eine mögliche weitere Funktion der Aptychen wies Schweigert (2009) hin: Die schweren Unterkiefer könnten zusätzlich als Ballast gedient und das Gehäuse in einer für das Tier vorteilhaften Ausrichtung stabilisiert haben.

Die neueren Arbeiten zeigen somit: Das Rätsel der Aptychen-Funktion(en) ist noch nicht restlos geklärt.



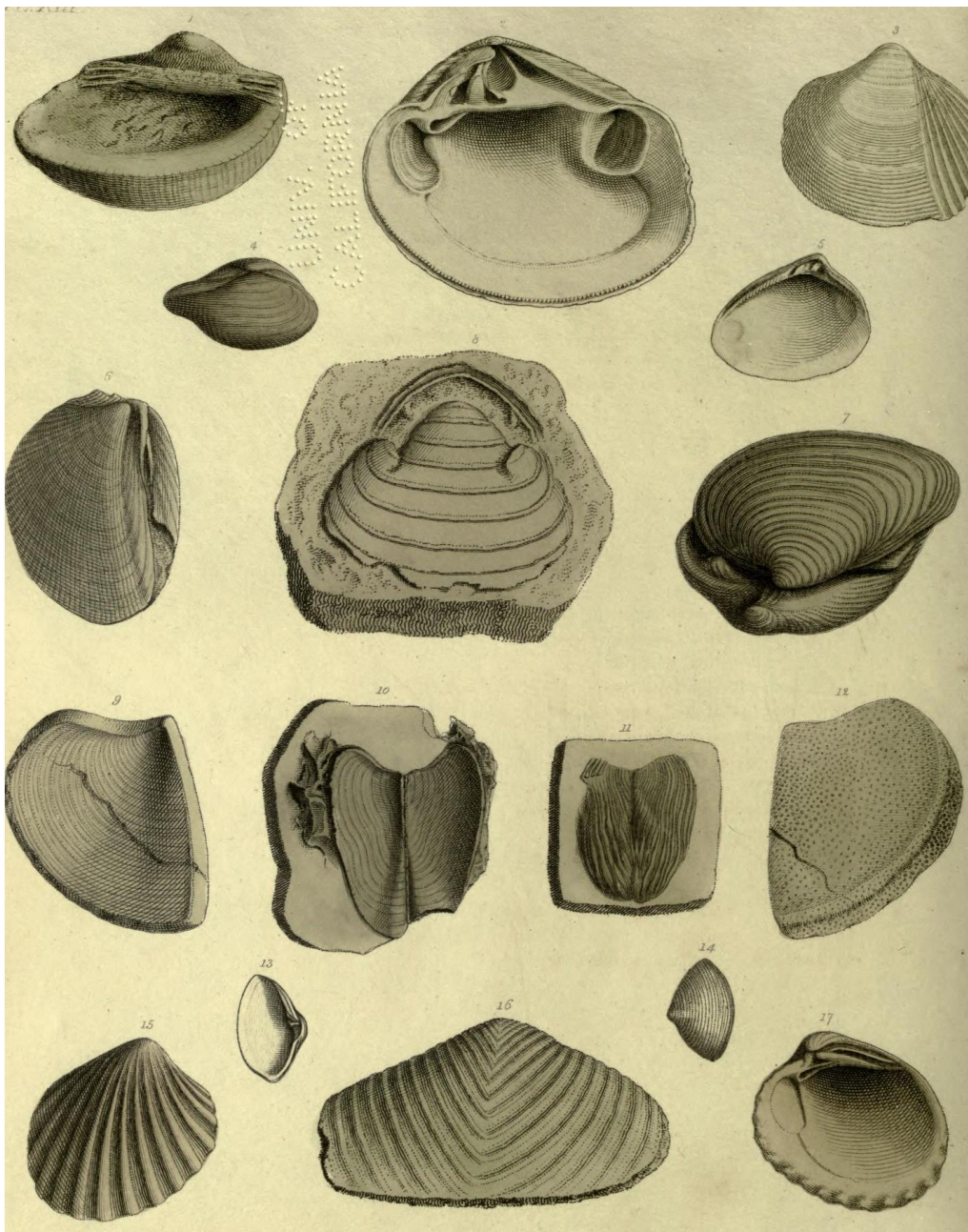
Tafel X (irrtümlich mit IX beschriftet) aus dem Manuskript von Bourdet de la Nièvre über die Ichthyodontes und Ichthyosiacones (1822)

Literatur

- Argenville von D., 1772: Conchyliologie oder Abhandlung von den Schnecken, Muscheln und andern Schalthieren – Quelle: <https://www.e-rara.ch/zut/wihibe/content/structure/10883854>
- Baier, F. J., 1757: Monumenta rerum petrificatarum praecipua oryctographiae noricae suppleinenti loco iungenda interpreti filio F. J. Baiero, p. 19, Taf. XIV (Norimbergae) – Quelle: <https://www.e-rara.ch/zut/doi/10.3931/e-rara-14953>
- Bertrand E., 1763: Dictionnaire universel des fossiles propres et des fossiles accidentels etc., p. 338 (La Haye).
Quelle: <https://www.e-rara.ch/zut/content/titleinfo/3074221>
- Beurlen K., 1957: Die ammonitischen Nebenformen. Überlegungen zur Frage des Entwicklungsmechanismus der Ammonitenschale – Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft, Band 108
- Blackmore H.P., 1896: Some notes on the Aptychi from the Upper Chalk, Geol. Mag. New Ser., Dec. IV, Vol. III, p. 527 – Quelle: <https://www.biodiversitylibrary.org/page/30521309#page/570/mode/1up>
- Bourdet de la Nièvre, 1822: Notice sur des fossiles inconnus qui semblent appartenir à des plaques maxillaires de poissons, dont les analogues vivans sont perdus, et que j'ai nommé Ichthyosiagônes.
- Breda van J.G.S., 1835: Vortrag vor der Société Géologique de France, siehe Bulletin der Société, Seite 345 –
Quelle: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/229800#page/421/mode/1up>
- Brignon A., 2016: La contribution de Pierre François Marie Bourdet (1785-1824), dit le Chevalier Bourdet de la Nièvre, à la paléontologie – Revue de Paléobiologie, Volume 35 (1) – Quelle: http://institutions.ville-geneve.ch/fileadmin/user_upload/mhn/documents/Museum/Revue_de_Paleo/1_110_Brignon.pdf
- Bronn H.G., 1838, in: Allgemeine Encyclopädie der Wissenschaften und Künste, herausgegeben von Ersch und Gruber
- Buch von L., 1849: Sur un Scaphite avec Aptychus – Bulletin de la Société Géologique de France, Vol. VI
- Buch von L., 1849: Von Aptychus – Bericht über die Bekanntmachung geeigneter Verhandlungen der königlich-preussischen Akademie der Wissenschaften – Quelle:
<https://babel.hathitrust.org/cgi/pt?id=mdp.39015011416388&view=1up&seq=427>
- Burmeister H. in von Buch L., 1849: Von Aptychus (vgl. unter Buch von L.)
- Closs D., 1967: Goniatiten mit Radula und Kieferapparaten in der Itararé-Formation von Uruguay – Paläontologische Zeitschrift, Band 41
- Coquand H., 1841: Mémoire sur les Aptychus – Bulletin de la Société Géologique de France, Vol. XII – Quelle: https://books.google.ch/books?id=sq5GAAAcAAJ&pg=PA376&lpg=PA376&dq=Coquand+M%C3%A9moire+sur+les+Aptychus&source=bl&ots=C1DgfRl_mC&sig=ACfU3U3Unm_ybq35Df1_qyEH1nSUj-3Kzsw&hl=de&sa=X&ved=2ahUKewi-8LX4_67sAhWhM-wKHUb-AVgQ6AEwAnoE-CAMQAg#v=onepage&q=Coquand%20M%C3%A9moire%20sur%20les%20Aptychus&f=false
- Darwin C., 1851: A Monograph on the fossil Lepadidae or Pedunculated Cirripedes of Great Britain – Quelle: www.biodiversitylibrary.org/item/134078#page/16/mode/1up
- Davila P.F., 1767: Catalogue systématique et raisonné des curiosités de la nature et de l'art, Tome 3 – Quelle: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/151132#page/5/mode/1up>
- Deluc G.A., 1800: Description du Mont Voiron, près Geneve, et de deux fossiles qu'on y trouve - Journal de Phys., de Chirn., d'Hist. nat. et des Arts, An. VIII de la Republ., tome L, Seite 421 und Tafel – Quelle: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/29408#page/9/mode/1up>
- Eudes-Deslongchamps A., 1864: Sur la nature des Aptychus – Notes paléontologiques II, Bulletin de la Société Linnéenne de Normandie, Vol VIII
- Eudes-Deslongchamps J.A., 1835: Mémoire sur les coquilles fossiles du genre Münsteria – Mémoires da la Société Linnéenne de Normandie, Vol. V - Quelle: <https://books.google.ch/books?id=fE05AQAAMAAJ&pg=PA59&lpg=PA59&dq=Deslongchamps+Mémotre+Munsteria&source=bl&ots=Bcnx7SJEo&sig=ACfU3U1u8chtVQtdvqFw6MJSVCOoHzAVlg&hl=de&sa=X&ved=2ahUKewjmrVScw67sAhXNGuwKHSmWABIQ6AEwAXoECAEQAg#v=onepage&q=Deslongchamps%20Mémotre%20Munsteria&f=false>
- Germer, 1827: Über die Versteinerungen von Solnhofen – in Keferstein Ch., Deutschland, geognostisch-geologisch dargestellt, vierter Band, II. Heft – Quelle: https://books.google.ch/books?id=WQEeAQAAMAAJ&printsec=frontcover&hl=de&source=gbs_ge_summary_r&cad=0#v=onepage&q&f=false
- Jardine W., 1858: Memoirs of Hugh Edwin Strickland
- Keferstein W., 1862 – 1866: Kopftragende Weichtiere -in H.G. Bronn's Klassen und Ordnung des Tierreiches, Band III, Abteilung 2 – Quelle: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/110529#page/6/mode/1up>
- Knorr G.W., 1755: Sammlung von Merkwürdigkeiten der Natur und Alterthümern des Erdbodens, welche petrificirte Körper enthält (Lapides diluvii universalis testes) http://beeld.teylersmuseum.nl/DigitalLibrary/Emags/162b_123-1/page_84.html
- Krüger J.F., 1825: Urweltliche Naturgeschichte der organischen Reiche in alphabetischer Reihenfolge
- Lehmann U., 1972: Aptychen als Kieferelemente der Ammoniten – Paläont.Z. 46
- Lehmann U., Kulicki C., 1990: Double function of aptychi (Ammonoidea) as jaw elements and opercula – Lethaia 23:325-331

- Leonhard von K.C., Bronn H.G., 1831: Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefaktenkunde, zweiter Jahrgang
- Meek F.B., Hayden F.V., 1864: Palaeontology of the Upper Missouri – Invertebrates, Part I - Smithsonian Contribution to Knowledge – Quelle: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/77613#page/21/mode/1up>
- Meyer H. Das Genus Aptychus -Verhandlungen der leopoldinisch-carolinischen Akademie der Naturforscher, 1831 – Quelle: http://mmtk.ginras.ru/pdf/Meyer,1831_Aptych.pdf
- Micheal R., 1894: Ammoniten-Brut mit Aptychen in der Wohnkammer von *Oppelia steraspis* Oppel – Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft, Band XLVI – Quelle: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/177121#page/7/mode/1up>
- Oppel A., 1863: Über jurassische Cephalopoden Teil II- Quelle: https://books.google.ch/books?id=RAw-AAAAcAAJ&printsec=frontcover&hl=de&source=gb_s_g_summary_r&cad=0#v=onepage&q&f=false
- Oken L., 1829: Isis, encyclopädische Zeitschrift, Band III-IV, Seite 222 – Quelle: <https://zs.thulb.uni-jena.de/rsc/viewer/jportal.derivate.00167020/Isis.1829.Bd22.0112.tif?logicalDiv=jportal.jparticle.00150457>
- Oken L., 1817: Isis, encyclopädische Zeitschrift, Band I, Tafel 11 – Quelle: <https://www.biodiversity-library.org/item/47608#page/7/mode/1up>
- Owen R. 1832: Memoir on the pearly Nautilus (*Nautilus pompilius* L.) with illustration of it's external form and internal structure – Quelle: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/41321#page/7/mode/1up>
- Parkinson J., 1811: Organic Remains of a Former World – Quelle: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/74348#page/209/mode/1up>
- Pictet F.J., 1854: Traité de paléontologie ou histoire naturelle des animaux fossiles considérés dans leurs rapports zoologiques et géologiques, II. édit, tome II (Atlas Tafel XLVII/9) – Quelle: <https://gallica.bnf.fr/ark:/12148/bpt6k98007161/f7.planchecontact>
- Orbigny A. d', 1849: Cours élémentaire de Paläontologie et de Geologie stratigraphiques. I, Vol. (Tafel 255/140) – Quelle: <https://gallica.bnf.fr/ark:/12148/bpt6k6260677z/f9.planchecontact>
- Quenstedt F.A., 1849: Petrefaktenkunde, erster Band: Die Cephalopoden, nebst einem Atlas von 36 Tafeln – Quelle: http://idb.uni-tuebingen.de/opedigi/Bk3_1#p=44
- Rüppell E. 1820 :Abbildung und Beschreibung einiger neuer und wenig gekannten Versteinerungen aus der Kalkschieferformation von Solenhofen <https://www.e-rara.ch/zut/content/zoom/5253151>
- Scalia S., 1922: Considerazioni sulle ammonite e sugli aptici – Rivista Ital. di Paleontologia, 28
- Scheuchzer J.J., 1702: Specimen Lithographiae Helveticae Curiosae – Quelle: <https://www.e-rara.ch/zuz/content/titleinfo/3760665>
- Scheuchzer J.J., 1746: Natur-Geschichte des Schweizerlandes – Quelle: <https://www.e-rara.ch/zut/content/zoom/5888643>
- Schindewolf O., 1958: Über Aptychen (Ammonoidea)- Sonderabdruck aus Palaeontographica, Beiträge zur Naturgeschichte der Vorzeit, Band 111. Abt. A – Quelle: <https://www.yumpu.com/de/document/read/18124292/palaeontographica-uber-aptycien-ammonoidea>
- Schlotheim Baron von E.F., 1820: Die Petrefaktenkunde auf ihrem jetzigen Standpunkte durch die Beschreibung seiner Sammlung versteinertes und fossiler Überreste des Thier- und Pflanzenreichs der Vorwelt – Quelle: http://digital.bib-bvb.de/view/bvbmets/viewer.0.6.4.jsp?folger_id=0&dvs=1595748661434~196&pid=226725&locale=de&usePid1=true&usePid2=true und <https://gdz.sub.uni-goettingen.de/volumes/id/PPN520728602>
- Schweigert G., 2009: First three-dimensionally preserved *in situ* record of an aptychophoran ammonite jaw apparatus in the Jurassic and discussion of the function of aptychi. – Berliner paläobiologische Abhandlungen 10:321-330 – Quelle: https://www.geo.fu-berlin.de/geol/fachrichtungen/pal/ressourcen/berliner-palaeobiologische-abhandlungen/Band_10/21_Schweigert.pdf
- Seilacher A., 1993: Ammonite aptychi: how to transform a jaw into an operculum? – American Journal of Science, 293A:20-32 – Quelle: https://drive.google.com/file/d/0B4uUD1fHm8_PROYwbGoyNzEwbEE/view
- Sharpe D., 1857: Description of the fossil remains of Mollusca found in the Chalk of England – Cephalopoda – Quelle: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/128286#page/14/mode/1up>
- Strickland H.E., 1845: On certain Calcareo-corneous Bodies found in the outer chambers of Ammonites – The Quarterly Journal of the Geol. Soc. Of London, Vol. I - <https://www.biodiversitylibrary.org/item/114075#page/11/mode/1up>
- Tanabe K., Kruta I., Landman N.H., 2015: Ammonoid Buccal Mass and Jaw Apparatus – Ammonoid Paleobiology: From anatomy to ecology – Topics in Geobiology 43
- Traut F., 1927: Aptychenstudien – Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien, Band XLI
- Traut F., 1928: Aptychenstudien II – Die Aptychen der Oberkreide – Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien, Bd. XLII - Quelle: https://www.zobodat.at/pdf/ANNA_42_0121-0193.pdf

- Voltz Ph. L., 1837 Erste Notiz über das Genus Aptychus – Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefaktenkunde - https://books.google.com/books?id=tBc-AAAAcAAJ&printsec=frontcover&hl=de&source=gbs_ge_summary_r&cad=0#v=onepage&q=aptychus&f=false
- Waagen W., 1870: Über die Ansatzstelle der Haftmuskeln bei Nautilus und den Ammonoiden – Palaeontographica, Band XVII – Quelle: https://www.zobodat.at/pdf/Palaeontographica_17_0185-0210.pdf
- Walch J.E.I., 1771: Die Naturgeschichte der Versteinerungen zur Erläuterung der knorr'schen Sammlung von Merkwürdigkeiten der Natur – Quelle: <http://digitale.bibliothek.uni-halle.de/vd18/content/tit-leinfo/15149447>
- Wallerius J.G., 1783: Mineralsystem worin die Fossilien nach Klassen, Abtheilungen, Gattungen, Arten und Spielarten angeordnet, beschrieben und durch Beobachtungen und Versuche erläutert werden.
- Wright T., 1878 – 1886: Monograph on the Lias Ammonites of the British Islands – Quelle: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/100925#page/11/mode/1up>
- Walther J., 1886: Die Function der Aptychen – Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft, Band XXXVIII – Quelle: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/141361#page/7/mode/1up>
- Zittel K.A., 1868: Die Cephalopoden der Stramberger Schichten – Paläontologische Mitteilungen aus dem Museum des königlich bayrischen Staates, Band II



Tafel aus James Parkinson «Organic Remains of a former World», dritter Band, 1811. Parkinson bildete Aptychen (Abbildungen 9 – 12) zusammen mit Muscheln ab, hielt sie aber «in jeder Hinsicht für abnormal».

Die Interpretationen im Überblick

