

ophielden. Maar door de mogelijkheid dat aptychi de functie van een schep hadden wordt ook gedacht aan een benthische levenswijze (Lehmann). Ammonieten hebben een dunnere en lichtere schaal dan Nautiloiden. Het is zeer wel mogelijk dat er als hydrostatische compensatie voor zo'n lichtere schaal relatief meer water en minder gas in de ammonieten-woonkamers heeft gezeten. Reymont deed proeven met het drijfvermogen. Het bleek, dat het drijfvermogen van de ammonieten-schaal in het algemeen veel groter is dat dat van *Nautilus*.

Daar staat tegenover, dat Phylloceraten en Lytoceraten complexe sutuurlijnen combineren met een dikke schaal. Maar deze ammonietengroepen waren ook juist degene die in open zee leefden, zoals de pelagische afzettingen aantonen waarin zij vooral worden gevonden.

In heel zeldzame gevallen zijn schalen gevonden waarop de resten van een kleurtekening te zien is. Deze zal ongetwijfeld gediend hebben als camouflage, net als de bruine tekening op de crème *Nautilus*-schaal. Dit wijst erop, dat althans deze ammonieten in de fotische zone leefden, d.w.z. daar, waar het licht doordringt. Dit is in de zee tot ongeveer 200 m diepte het geval.

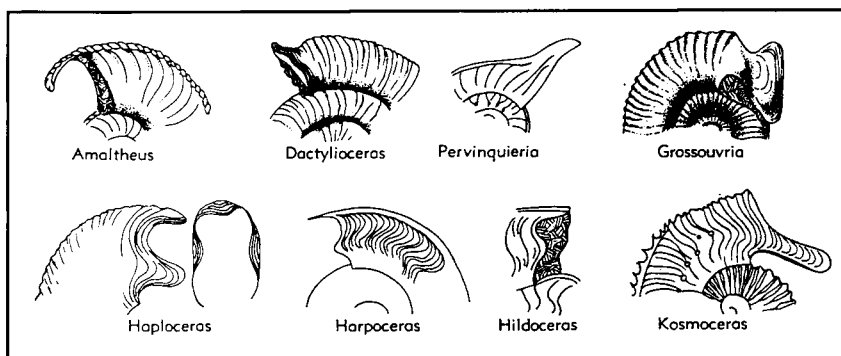
### Ribben

De ribben dienden ongetwijfeld om de dunne schaal te verstevigen. (Wij maken met golfkarton en gegolfd plaatijzer van hetzelfde principe gebruik.)

Ook wordt met ribben in bepaalde gevallen een betere stroomlijning verkregen. Chamberlain nam stroomlijnproeven en toonde aan, dat er een duidelijke vermindering van weerstand was bij vormen met niet al te grove ribben, die sigmoïdaal (S-vormig) zijn gebogen.

### Stekels

Op een gladde schaal kunnen zich gemakkelijk vreemde organismen vastzetten: kokerwormen, mosselen, enz.



Afb. 17. Voorbeelden van apertura van ammonietenschalen.

Deze zg. **epizoa** kunnen een onverantwoorde verzwaring van de schaal betekenen. De ontwikkeling van stekels moet de aangroei van epöken zeker hebben tegengegaan.

Ook zullen stekels de stabiliteit in het water hebben vergroot. Een te snelle voortbeweging en te snel zinken werden ermee tegengegaan. Deze weerstand had een betere balans in het water tot gevolg. Door het grotere gewicht dat een schaal door stekels krijgt kan in enkele gevallen ook een ballast-werking van belang zijn geweest. Ook kunnen stekels waarde hebben gehad als camouflage-middel. Eventueel kunnen ze voor seksueel vertoon hebben gediend: om het andere geslacht te imponeren. In geen geval waren stekels geschikt om het dier tegen roofdieren te beschermen. De stekels zijn hol en teer en te breekbaar.

### De oren en het ventrale uitsteeksel

Wellicht hadden de ammonieten, evenals de recente 10-armigen, twee extra lange armen (tentakelarmen) om het wijfje tijdens de paring mee vast te houden. Waarschijnlijk dienden de oren aan de voorzijde van de schaal voor de bevestiging van deze armen. Het is mogelijk dat het ventrale uitsteeksel diende tot bescherming van de copulatie-arm (**spadix**). Afb. 17 en pag. 2.

## De ontwikkeling van een ammoniet

De ontwikkeling van de ammoniet als individu - de **ontogenie** genoemd - bestaat uit drie stadia.

1. **Embryonaal stadium.** Dit stadium komt in het ei tot ontwikkeling, zoals dat bij de meeste mollusken het geval is. In deze fase wordt de **protoconch** gevormd; deze stemt in grootte overeen met de grootte van het ei. In het ei speelt zich het trochophore larvestadium af.

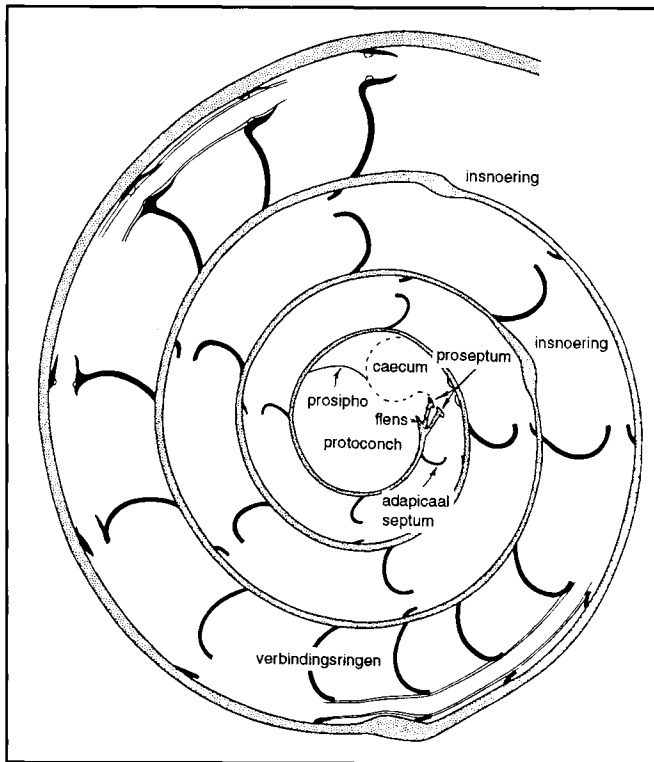
2. **Larvaal stadium.** Waarschijnlijk kroop de ammoniet als veliger larve uit het ei. De eerste winding heeft tot aan de **nepiontische insnoering** nog geen parelmoerlaag. Wel is er een brede ventrale inbochting, die ruimte gaf aan een ventraal, naar buiten hangend **velum**: een krans van

beweeglijke ciliën. Dit beweeglijke, planktonische stadium duurt bij mollusken over het algemeen enkele uren tot enkele maanden. Ammonieten zullen geen uitzondering op deze regel gevormd hebben.

Aan het eind van het larvaal stadium wordt de protoconch afgesloten door het **proseptum**; de eerste luchtbel is dan ingesloten. In deze fase heet het schaalpje een **prodissoconch**.

3. **Post-larvaal stadium.** Het eerste septum (primaire septum) wordt aangelegd, het heeft nog een prismatische structuur. Alle volgende septa zijn van parelmoer. De schaal is nu een **teleoconch**. Afb. 18.

In het postlarvaal stadium kan nog een jeugd stadium en een volwassen stadium onderscheiden worden. Veelal verschilt het jeugd stadium in vorm en versiering - soms sterk - van het volwassen stadium. De volwassenheid is te zien aan:



1. een andere vorm en beribbing van de woonkamer;
2. het dicht op elkaar staan van de septa en
3. veranderingen aan de finale mondrand (oren, ventraal uitsteeksel). Zie afb. 17.

### Ontogenie van de sutuurlijnen

Aanvankelijk is de sutuurlijn van het jonge dier nog eenvoudig, maar naargelang de schaal zich ontwikkelt worden er steeds meer elementen (de umbilicale lobben) tussen de eerstverschene laterale lob en interne lob "ingeschoven". Dit gebeurt volgens bepaalde, genetisch vastgelegde en voor de soort typische patronen. Hiervan wordt gebruik gemaakt bij het ontrafelen van de fylogenie (afstamming). Men bestudeert daarbij de ontwikkeling van de sutuur bij het individuele dier. Een nieuwe eigenschap, bijvoorbeeld de inschakeling van een extra umbilicale lob, treedt op in de loop van de evolutie van de groep en kan een specifiek kenmerk van deze groep worden. Het individuele dier vertoont de ontwikkeling van de groep tijdens zijn groei: zijn suturen, vanaf zijn jeugd stadium tot in adulte vorm, weerspiegelen de evolutie en wel op het niveau van ordes, subordes, superfamilies. Zie afb. 30. Lagere taxonomische eenheden worden doorgaans onderscheiden op grond van schaalvorm, beribbing, e.d.

### De levensduur

Hoe lang zou het duren voordat een ammoniet volwassen is? *Nautilus* doet er een of twee jaren over, daarna leeft hij nog verscheidene jaren. Bij ammonieten is ook hier weer een omzichtige benadering gewenst. Jordan liet zuurstof-isotoop-bepalingen los op achtereenvolgende septa en verkreeg gegevens over de paleotemperaturen. Hij vond dat er vijf septa per seizoen werden aangemaakt (10 per jaar). Omdat er 10 tot 15 septa op een winding zitten en ammonieten 5 tot 9 windingen hebben, ligt hun groei-

Afb. 18. Vergrote overlangse doorsnee van een ammoniet, met het begin stadium en de eerste windingen, waarin de verschillende septum-structuren zijn verwerkt. In dit voorbeeld zijn de septa aanvankelijk bol en naar achteren gericht, later zijn ze naar voren gericht en werden ze hol. Doorsnee protoconch (beginkamer):  $\pm 0,25$  mm.

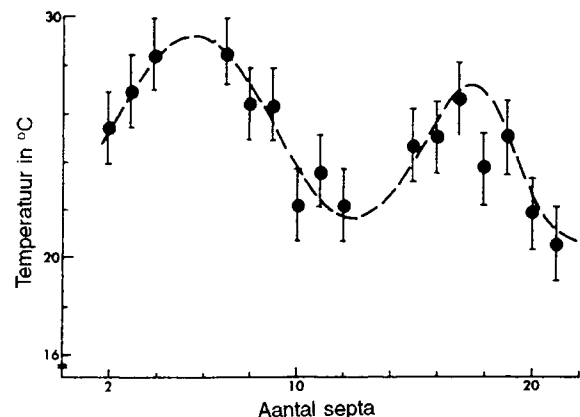
Een insnoering van een winding bevindt zich vaak aan het einde van de woonkamer, bij de apertura, maar ook wel op gezette afstanden van de winding. Zie bijv. afb. C - 3 en C - 6. Caecum: gesloten zakje aan het begin van de siphon.

periode dus tussen de 5 en 13 jaar. Afb. 19.

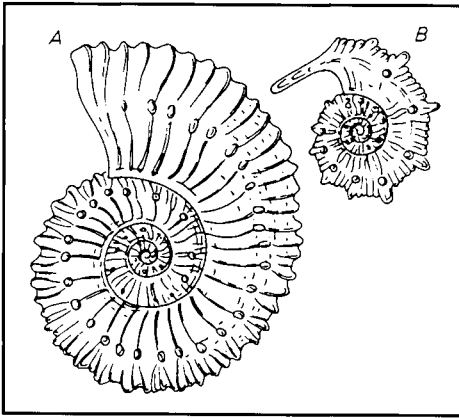
Westermann bepaalde in dit verband de diverse windingsdoorsneden, windingscurves en onderlinge afstanden van de septa. Ook bekeek hij de grootte-verdeling in ammonietengezelschappen die beschouwd kunnen worden als massasterfte-associaties. Op grond hiervan meent hij 4 tot 6 cycli te kunnen onderkennen. Omdat cycli worden geïnterpreteerd als seizoenscycli zou dit neerkomen op ten hoogste 2 - 3 jaar.

### Seksuele dimorfie

Bij veel soorten ammonieten kan worden opgemerkt, dat er twee vormen voorkomen, een grote en een kleinere. De grote vorm wordt een **macroconch** genoemd, de kleine een **microconch**. Pas na de oorlog is duidelijk aangetoond aan grote populaties, waarin zowel micro- en macroconchen als juveniele exemplaren voorkwamen, dat dit grootteverschil bij de volwassen exemplaren op verschil in sekse berust. Dit gegeven werd daarna toegepast op andere ammonieten-gezelschappen. De microconchen werden daarbij als mannelijke exemplaren aangemerkt, de macroconchen als vrouwelijke. De oren en/of het ventrale uitsteeksel, die in gunstige gevallen wel eens aangetroffen worden, blijken bij de, mannelijke, microconchen voor te komen. De grote wijfjes daarentegen hebben nooit oren, terwijl het ventrale uitsteeksel, als het al aanwezig is, minder uitgesproken is. Afb. 20. Deze ontdekking heeft geweldige consequenties gehad. Veel macro- en microconchen zijn immers als aparte soorten beschreven en in enkele gevallen zelfs in aparte families ondergebracht!



Afb. 19. Temperaturen waarbij de opeenvolgende septa van een *Staufenia* (Jura) zijn gevormd. Deze waarden zijn gebaseerd op metingen van zuurstofisotopen in geconserveerde aragoniet. Het is aannemelijk dat de maxima en minima zomer- en winteruitersten vertegenwoordigen. De groeicurve beslaat dus twee jaar. (Naar Jordan en Stahl, 1971)



Afb. 20. Dimorfisme bij *Kosmoceras* (Jura):  
A. macroconch (vrouwetje) en B. microconch (mannelijke).

Toch moeten er bepaalde criteria in acht worden genomen, vóór je kunt zeggen dat twee vormen bij elkaar horen. In ieder geval moet een genetische samenhang (verwantschap) kunnen worden aangetoond. De criteria zijn: 1. de binnenwindingen van beide seksen moeten gelijkvormig zijn en dezelfde ornamentatie hebben; 2. er mogen tussen de seksen geen tussenvormen bestaan; 3. beide seksen moeten dezelfde *range* (bestaansduur van de soort) hebben; het is daarbij niet per se nodig dat ze in dezelfde lagen voorkomen; 4. de getalsverhouding moet liefst de fifty-fifty benaderen.

Bij het laatste punt duiken echter problemen op. Er kunnen in één geslacht wel eens meer soorten macroconchen dan microconchen worden onderscheiden, of juist andersom. Het kan dan onduidelijk zijn, welke van de mannelijke en vrouwelijke vormen tot dezelfde soort behoren. Soms lijkt het alsof de dimorfe paren ongelijke *ranges* hebben. Ook komt het veel voor dat het aantal macro- en

microconchen dat men in een laag vindt ongelijk is. Er zijn soms zeer ongelijke getalsverhoudingen gevonden. Bij *Kosmoceras* is de verhouding macroconch tot microconch 9 : 1 tot 1 : 4; bij *Cranoccephalites* 1 : 100; bij *Quenstedtoceras* 100 : 1; bij *Liparoceras* - *Aegoceras* 100 : 1 in de Ibex zone, daarentegen 1 : 50 in de Davoei zone (Onder-Pliensbachien).

Dit komt doordat de mannetjes en wijfjes gedurende hun levenscyclus naar verschillende geografische gebieden zijn gemigreerd. Er kunnen bepaalde plekken geweest zijn waar m en M in zwermen bij elkaar kwamen, en aparte plekken waar de eieren uitkwamen en de larven opgroeiden. Inderdaad zijn er populaties van gescheiden seksen en van uitsluitend juvenielen gevonden.

De fifty-fifty-verdeling kwam overigens misschien primair niet voor. Deze bestaat bij recente cephalopoden namelijk niet eens. Bij twee soorten zijn er meer m dan M, maar bij 16 recente soorten zijn er meer M dan m. Bij *Argonauta*, de papierboot, is de verhouding van M tot m zelfs 20 : 1. Van *Argonauta* is bekend, dat de - zeer kleine - mannetjes door de vrouwtjes wel als prooi worden gezien. In hoeverre dit bij fossiele macro- en microconchen een rol speelde is een open vraag.

## De betekenis van de schaalvorm

Afgezien van de heteromorfe vormen: ontronde spiralen, U-vormig gekromde buizen, ruimtespiralen, en zo meer, zijn de schalen van ammonieten **planispiralen**. De windingen van deze platte spiralen liggen tegen elkaar aan (evoluut) of overlappen elkaar (involuut).

Over de positie in het water bij de diverse schaalvormen zijn speculaties gedaan, afb. 21.

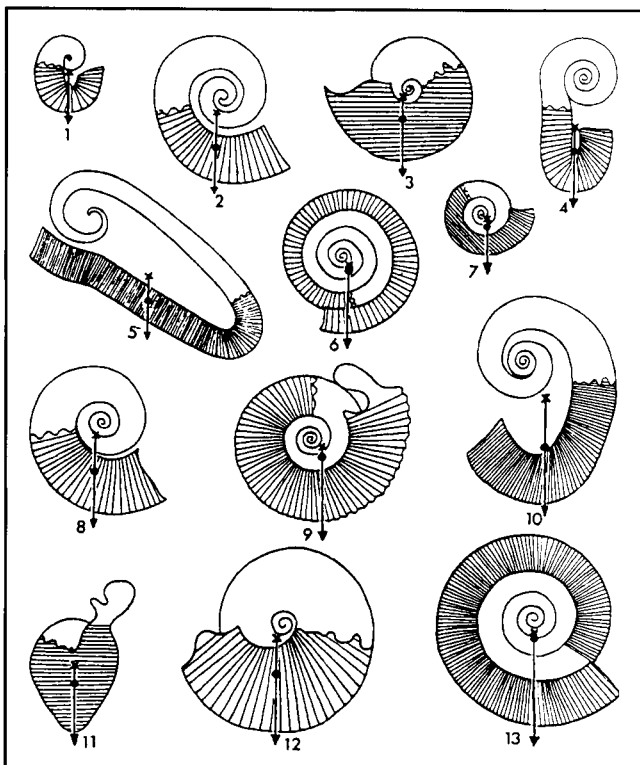
Het is goed voorstelbaar, dat de schaalvorm invloed heeft gehad op de bewegingssnelheid. Zelfs is volgens een bepaalde formule een globale waarde voor de bewegingssnelheid te berekenen. Jammer is hierbij, dat de voortstuwende kracht een factor is die op geen enkele manier ook maar bij benadering geschat kan worden.

Voor *Nautilus* is een snelheid van 20 - 25 meter per seconde gemeten; dat komt neer op 12 - 15 meter per minuut, op uurbasis: 700 - 900 m/u. Vertaald naar ammonieten zijn de getallen als volgt.

Voor oxycone (hoge, platte) soorten: 30 m/sec, oftewel 18 m/min, dat is 1080 m/u;

voor cadicone (lage, brede) soorten: 10 m/sec, dat is 6 m/min, overeenkomend met 360 m/u.

Moeilijk bewegende organismen zijn gebaat bij beweeglijke grijporganen. Het zou kunnen zijn, dat langzame ammonieten met in verhouding lange tentakels waren uitgerust.



Afb. 21. Mogelijke drijfpositie van enkele ammonietentypen tijdens het leven:

1. Scaphites; 2. Crioceras duvali; 3. Ludwigia; 4. Macroscaphites;
5. Lytocrioceras; 6. Caloceras; 7. Promicroceras; 8. Crioceras sp;
9. Normannites; 10. Crioceras sp; 11. Oeocoptychius;
12. Sigaloceras; 13. Dactylioceras.

Kruisjes: centra van drijfvermogen; stippen: centra van zwaartekracht. Bij deze voorstelling is geen rekening gehouden met het buiten zijn schaal uitstekende deel van het dier. (Naar Trueman, 1941)

## Heteromorfen

Bij de vele heteromorfe ammonieten is de situatie in zoverre duidelijk, dat het lijkt of ze het erom deden om zo traag mogelijk te zwemmen. Hun schaal heeft een zeer grote weerstand in het water: hij mist te enen male een gestroomlijnde vorm. Afb. 22.

De lange stekels die vele heteromorfen bezitten vertragen de beweging nog eens extra. Men vermoedt dan ook dat deze vormen een planktonisch bestaan leidden, dus zwevend in de volle zee. Deze gedachte wordt gesteund door het voorkomen van heteromorfen in zowel diep- als ondiepwaterafzettingen. Zij zouden daarbij hun mondopening naar boven hebben gehouden, een houding die bij planktonische organismen vaak voorkomt. Turrititicone ammonieten daarentegen (zie afb. K - 11) zouden dicht bij de bodem met de punt omhoog geörienteerd hebben geleefd. De kamers van hun phragmocoon moeten in dat geval veel water hebben bevat.

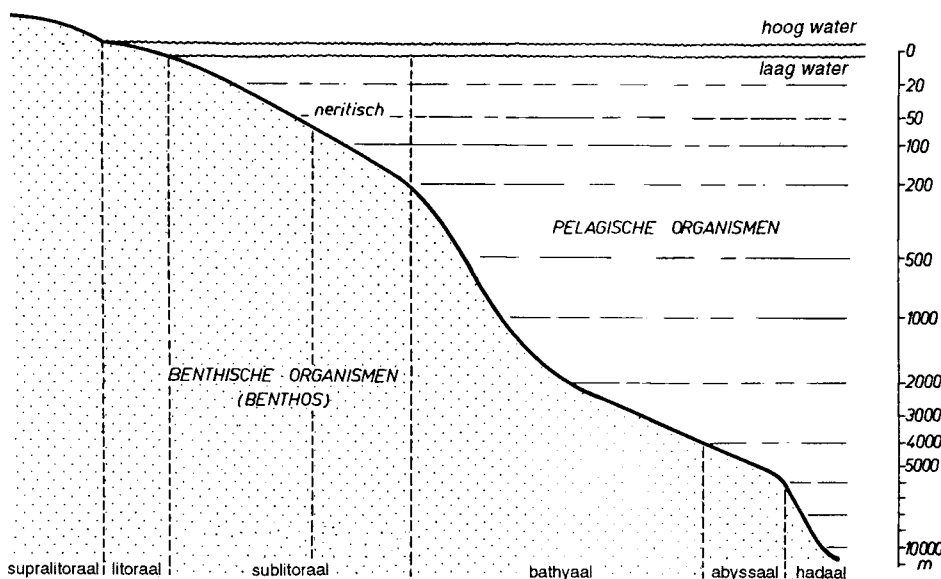


Afb. 22. Een reconstructie van de heteromorf *Didymoceras nebraskense* (Campanien) uit Colorado, USA (naar Scott & Cobban, 1965).

## De levenswijze van ammonieten

Er zijn zo'n 8.000 tot 10.000 soorten ammonieten bekend. De levenswijze van deze zo verschillend uitgedoste dieren was waarschijnlijk heel gevarieerd; ze bewoonden vrijwel zeker allerlei ecologische nissen en zullen uiteenlopende diëten hebben gehad. Aan de hand van hun vorm, sutuurlijn en andere schaalkenmerken kunnen we proberen een indeling te maken. Zie hiertoe ook afb. 23.

1. Planktonische groepen. Hiertoe behoort een groot deel van de heteromorfen uit het Krijt. Het zijn delicate vormen met stekels, die een grote stabiliteit verraden, maar een geringe snelheid. Waarschijnlijk was verticale migratie mogelijk, om zo de verticale bewegingen van het voedselleverende plankton te kunnen volgen. Zoals al gezegd zijn



Afb. 23. Het verband tussen mariene organismen en hun milieu.

hun fossielen verbreid in diepe en ondiepe sedimenten. Voorbeelden: *Macroscaphites*, afb. C - 8; *Crioceratites*, K - 1; *Hamites*, K - 9; *Scaphites*, K - 13.

2. Platte, gladde of zwak-geribde vormen. Dit waren waarschijnlijk betrekkelijk snelle zwemmers, die zich over het algemeen bij de bodem ophielden. Er zijn soorten met zwak geploide sutuurlijnen; deze hebben waarschijnlijk alleen in ondiep water geleefd. Andere hebben sterk geploide sutuurlijnen; deze soorten kunnen ook in diepere waterlagen zijn voorgekomen.

Enige voorzichtigheid bij de interpretatie is wel geboden. *Oppelia aspidoides*, een vrij gladde ammoniet, komt in Duitsland in een kalkige faciës voor; in Engeland daarentegen in een kleiige faciës. Hij leefde voornamelijk beneden de 100 m waterdiepte en is bodem-gebonden. Voorbeelden: *Oppelia*, F - 4; *Tissotia*, J - 8; *Sphenodiscus*, J - 10.

3. Bolle, gladde of zwak-geribde vormen met dikke schaal en sterke siph. Hiertoe behoren Phylloceraten (afb. C - 1 t.e.m. C - 4),

Lytoceraten, zoals Tetragonieten (C - 5 t.e.m. C - 8), Haploceraten (F - 1) en Desmoceraten (I - 3). Mogelijk konden zij tot 1000 m diepte afdalen zonder te imploderen. Het zijn open-zeebewoners (al zijn ze ook wel vaak in ondiep gevormd sediment aangetoond). Ze waren **nektonisch**, d.w.z. actief zwemmend.

Voorbeelden: *Phyllopachyceras*, C - 2; *Lytoceras*, C - 5.

4. Bolle, sterk-geribde vormen; deze worden cadicoon genoemd. Er behoren zeer trage zwemmers toe, die nektobenthisch leefden en langs de bodem hun voedsel zochten.

Ook hier niet te simplistisch denken: *Stephanoceras cornutum*, die in deze groep past, komt in Engeland in de Oxford-klei voor, maar in de Harz in de kalkige ammonieten-lumachelle, een kalksteen die voornamelijk bestaat uit

ammonieten-schelpfragmenten. Voorbeelden: *Macrocephalites*, G - 4; *Douvilleiceras*, K - 5; *Acanthoceras*, J - 6.

5. Asymmetrische vormen, normaal gewonden. Waarschijnlijk leefden deze benthisch, liggend op de bodem. *Spiticeras* hoort hiertoe, en de wanordelijk ogende *Nipponites*. Mogelijk had ook *Platylenticeras*, met zijn asymmetrische sutuurlijn, zo'n levenswijze (afb. H - 17).

6. Andere heteromorfe groepen, zoals *Turrilites* (afb. K - 11) en de grote haakvormigen: *Ancylloceras*, K - 2. Ze leefden vermoedelijk nektobenthisch en voornamelijk in ondiep water.

7. Serpenticone vormen. Deze moeten een zeer geringe stabiliteit hebben gehad en trage zwemmers geweest zijn. Ze leefden nektobenthisch of benthisch. Voorbeelden: *Promicroceras*, D - 9; *Dactyloceras*, D - 16; *Parkinsonia*, H - 3.

8. *Creniceras*, die een sterk gekartelde ventrale zijde heeft, leefde in de buurt van sponsriffen. De vrouwelijke vorm is beschreven onder een heel ander genus: *Streblites*; deze is groter en gladder en mist de kartels aan de ventrale zijde (F - 10 en 11).

## Verwantschap met andere Cephalopoda

Nu diverse aspecten van de bouw en ontwikkeling van ammonieten aan de orde zijn geweest, zullen we eens nagaan of het mogelijk is om de groep op zich in verband te brengen met andere groepen koppotigen.

Het is een traditie om de ammonieten te vergelijken met *Nautilus*, vanwege de opgerolde schaal, die beide op de rug dragen. Maar eerder dan als een vorm van verwantschap kan deze gelijkvormigheid worden opgevat als een vorm van convergentie: een ontwikkeling van verschillende groepen organismen naar uiterlijke gelijkheid door parallel verloopende evolutietendenzen. Wie denkt hier niet aan ichtyosaurussen en dolfijnen?

Om de verwantschap met andere cephalopoden dan *Nautilus* te bekijken moeten we teruggaan naar het allereerste dier dat als ammoniet te boek staat: *Bacrites* en zijn familie: de Bacritidae. Afb. 1 en A - 1.

1. De bacriten stammen rechtstreeks af van rechte Nautiloidea. Het is een kleine groep met rechte, maar ook wel gebogen schalen. Nautiloïden-experts zien deze familie dan ook graag bij de nautiloïden opgenomen als een speciale groep van de Michelinoceratiden. Echter, de bacriten hebben een combinatie van kenmerken die nog nooit bij nautiloïden zijn aangetoond: ze hebben een bolle protoconch, een heel dunne siphon, deze siphon ligt tegen de ventrale schaalwand, de suturelijn vertoont een scherpe ventrale lob en bacriten maakten geen kalkverzwaringen in de luchtkamers. Dit laatste deden de rechte Michelinoceratiden wél. Ze konden, door de punt van de schaal te verzwaren, horizontaal in het water verblijven en voorkwamen daardoor dat hun kop omlaag hing.

2. Dezelfde combinatie van eigenschappen als bij bacriten vindt men bij de coleoiden en de ammonoïden. De bacriten zijn de directe voorvaders van de coleoiden, waartoe de **belemnieten** en alle **recente inktvisachtigen** behoren. Coleoiden-experts zien de bacriten dan ook als de primitiefste coleoiden. Maar de belemnieten maakten de verzwinging aan de buitenkant van hun gekamerde schaal in plaats van, zoals de nautiloïden, erbinnen. Daarentegen maakten de bacriten, zoals gezegd, helemaal geen verzwinging aan hun schaal. Bovendien krommen de coleoiden hun schaal met de ventrale zijde naar binnen in plaats van naar buiten; ook vormen ze geen scherpe ventrale lob in de suture.

3. Ook heeft men aangetoond, dat de Bacritidae de directe voorouders van de ammonoïden zijn; daarom rangschikken ammonieten-specialisten hen onder de ammonoïden.

Om van het gezeur af te zijn waar de bacriten nu moeten worden ondergebracht, heeft men een compromis bedacht en de bacriten tot een aparte subklasse verheven: de Bacritoidea. Aangezien echter representanten van de oudste ammonietenorde, die van de Anarcestida, precies dezelfde eigenschappen hebben, inclusief de scherpe ventrale lob in de suturelijn en de afwezigheid van verzwingingen van de schaal, worden de bacriten tegenwoordig uitsluitend tot de ammonieten, en zelfs tot de Anarcestida gerekend. Dit betekent echter, dat **alle recente inktvissen van de ammonieten afstammen**.

De ammonieten hebben dan ook zeer veel eigenschappen met de recente inktvissen gemeen. Als men uitspraken wil doen over de levenswijze en de weke delen van ammonieten, dan is de recente *Nautilus* eigenlijk een slecht voorbeeld: *Nautilus* is slechts een heel verre verwant. We moeten er daarom van af om steeds weer de ammoniet met *Nautilus* te vergelijken.

Ammonieten zijn eigenlijk coleoiden met een gewonden, uitwendige schaal. De bacriten moeten met de kop omlaag geleefd hebben, omdat ze het achtereinde van hun schaal niet verzwaarden (tenzij ze de achterste luchtkamers weer met water konden vullen). Om dit "ongemak" te overwinnen hebben de belemnieten het gezocht in een verzwinging van de buitenkant van de schaal, waardoor ze horizontaal konden zwemmen. Wat we van belemnieten terugvinden is het rostrum, dat eigenlijk alleen maar het tegengewicht is.

De ammonieten hebben de oplossing gevonden in het opkrullen van de lange, rechte schaal. Ze droegen de opgekrulde schaal als luchtbel op hun rug: ze hingen hier als het ware aan. Hierdoor konden ook de ammonieten bij het voortbewegen recht vooruit kijken.

Ammonieten hebben, evenals de recente inktvissen, heel waarschijnlijk een stuk of tien armen gehad, in ieder geval niet de 99 cirren van de hedendaagse *Nautilus*. Evenals bij de tienarmige coleoiden waren er twee armen extra lang. Er zijn namelijk afdraken van armen gevonden, maar er waren er slechts enkele bewaard; deze hadden de vorm van de armen van de hedendaagse inktvissen.

Hoogstwaarschijnlijk hebben de ammonieten ook twee kieuwen gehad; ze behoren daarom, evenals de coleoiden, tot de dibranchiaten (tweekieuwigen), in plaats van tot de tetrabranchiaten (vierkieuwigen), waarbij ze op grond van hun gelijkenis met de vierkieuwige *Nautilus* waren ondergebracht. Ook de radula, het raspje op de tong, heeft volledig coleoïde kenmerken. Met rijen van zeven tanden lijkt deze radula niet op die van *Nautilus*, die rijen van dertien tanden heeft. Afb. 16. *Nautilus* heeft evenals alle andere nautiloïden een platte, schotelvormige protoconch en een dikke siphon, die ongeveer centraal door de kamers loopt. Eigenlijk is het enige wat *Nautilus* met de ammonieten gemeen heeft de op de rug opgerolde schaal. En dit is dan een typisch geval van convergentie - waarbij de evolutie sterk op elkaar lijkende vormen heeft opgeleverd.

## Ammonieten + Coleoidea, en Nautilida

Samenvattend kunnen we zeggen, dat ammonieten nauwer verwant zijn met de coleoiden (waartoe de belemnieten en de recente inktvissen behoren) dan met *Nautilus*. De volgende punten geven aan waarom:

### Ammonieten / Coleoidea

1. Deze hebben een bolle protoconch;
2. een ventraal randstandige, dunne siphon;
3. twee kieuwen (het zijn dibranchiaten);
4. smalle radula (Angusteradulata);
5. er is een inktzak voorhanden;
6. de kaken lijken op die van coleoiden;
7. ze stammen af van 10-armige orthoceras met inktzak (Decapoda).

### Nautilida

1. Deze hebben een schotelvormige protoconch;
2. een mediaan gelegen dikke siphon;
3. vier kieuwen (het zijn tetrabranchiaten);
4. brede radula (Lateradulata);
5. een inktzak is nooit aangetoond;
6. kaken wijken af;
7. ongeveer 100 armen en cirri.

De orthocerasen en nautiliden hebben wél een gemeenschappelijke stamgroep: de **Ellesmerocerida**.