

Ammoniet versus Nautilus

over de eerste stadia van hun ontwikkeling

door Nico Taverne

Een bekend spreekwoord zegt 'al het moois zit van binnen', een bewering die voor veel dingen opgaat en zeker ook voor fossiele ammonieten en nautilusen. Met dit verhaal wil ik laten zien dat de schelpen van deze beide diergroepen uiterlijk misschien een 'functionele' gelijkheid vertonen maar dat het 'hart' van de schelpen dusdanig verschillend is dat het een aanwijzing geeft waarom ammonieten wel en nautilusen niet uitgestorven zijn aan het eind van het Mesozoïcum. Bij veel verzamelaars van fossielen zijn ammonieten rijkelijk vertegenwoordigd en desgevraagd vergelijken ze het dier dat in die prachtig gevormde schelpen geleefd heeft met de nu nog levende nautilus. Dit is heel voor de hand liggend omdat de dieren op eenzelfde manier gebruik maakten van hun schelp, maar in wezen was de ammoniet waarschijnlijk meer verwant aan de nu nog levende (pijl)inktvis. Aanwijzingen voor deze veronderstelling vinden we terug in de eieren van deze dieren.

De vroege (embryonale) ontwikkeling van weekdieren

Ammonieten horen bij het 'Phylum Mollusca', de Latijnse aanduiding voor 'weekdieren'. Tot deze groep horen onder andere de 'Gastropoda' (slakken), 'Bivalvia' (tweekleppigen) en 'Amphineura' (keverslakken). Kenmerkend voor de weekdieren is dat ze vrijwel allemaal een schelp hebben die ze gebruiken voor de bescherming van hun weke lijf. Hoe sterker en dikker de schelp is des te beter ben je beschermd tegen mogelijke aanvallen. Maar het kost wel veel energie om de schelp mee te slepen en je komt er niet heel ver mee. In de natuur is het belangrijk als diergroep om je te verspreiden over een zo groot mogelijk gebied om zo veel mogelijk voedsel te verzamelen en dat is voor slakken met een zware schelp moeilijk. De oplossing voor dit probleem is gevonden in een heel vroeg stadium van de ontwikkeling van ei tot volwassen schelpdier. Al heel snel na de bevruchting van een eicel ontstaat, doordat de eicel zich gaat delen in steeds meer kleine celletjes, een klompje cellen voorzien van trilharen. Dit is de **trochophora larve** (zie afb. 1A), die bij keverslakken direct overgaat in een jonge keverslak. Bij hoger ontwikkelde weekdieren ontstaat er uit de 'trochophora larve' eerst een heel klein slakje, voorzien van een vlies met heel veel trilharen, de **veliger larve** (afb. 1B). Het jonge slakje kan deze trilharen gebruiken om voedsel te verzamelen terwijl hij in het water zweeft, maar gelijktijdig gebruikt hij die trilharen als roeiriemen om zich snel in het water te verplaatsen. Na dagen tot weken rondrijven verliest het dier deze krans van trilharen, komt op de bodem terecht, krijgt een zware schelp, hecht zich vast op het sediment of kruipt langzaam verder.

De (recente) koppotigen hebben dat gewichtsprobleem niet, enerzijds door de aanwezigheid van luchtkamers in de schelp, anderzijds doordat ze geen (uitwendige) schelp hebben. Zonder dat gewicht van de schelp zijn ze in staat zich als volwassen dier makkelijker te verplaatsen. We zien dan ook dat recente koppotigen het vrij levende 'veliger larve-stadium' overslaan en er meteen al als een volwassen dier uitzien (afb. 1C). Men gaat er nu vanuit dat ammonieten zich ook op een dergelijke manier ontwikkelden (Tanabe et al. 1985, Landman et al. 1996).

Eieren en de strategie van het voortplanten

Octopus vulgaris (een recente achtarmige koppotige) legt in een paar dagen wel 150.000 eieren (1-2 mm groot) in grote, aan elkaar geklonterde hopen.

Ook de eieren van een ammoniet zijn klein (0.5 – 2.5 mm). Ten opzichte van het volwassen dier is er dus een lage energie-investering van het moederdier per ei (weinig dooier in de eieren): een embryonale schelp is 1/100 tot 1/1000 deel van de volwassen schelp.

Het voorkomen van fossiele resten van deze eieren in grote pakketten bij elkaar is een aanwijzing dat ook ammonieten waarschijnlijk duizenden eieren per vrouwtje produceerden. Veel recente inktvissen hebben eenzelfde strategie van voortplanten: eenmalig veel eieren leggen en dan massaal sterven. De eieren ontwikkelen zich afhankelijk van de watertemperatuur in ongeveer een maand tot jonge dieren.

Daarentegen leggen *Nautilus pompilius* en *N. macromphalus* slechts enkele, maar wel zeer grote eieren (4.5 cm lang, met heel veel dooier in de eieren) die ze aan een rotsige ondergrond vasthechten. De eieren zijn omgeven door een elastisch kapsel, dat enkele uren na het leggen verhardt tot een stevige schaal.

Bij de nautilus is de diameter van de embryonale schelp ongeveer 1/10 van de volwassen schelp, wat wijst op een grote energie-investering van het moederdier. Bij eieren gelegd in een aquarium deden de jongen er een jaar over om zich te ontwikkelen en uit het ei te komen.

De ontwikkeling van de schelp binnen het ei bij ammonieten

Er zijn geen fossiele weke delen van een ammoniet bekend, dus kunnen we alleen maar naar de fossiele embryonale schelp kijken. Afb. 2A laat een embryonale schelp zien met een begin-kamer, de *protoconch* (in het Duits *Anfangskammer* genoemd), gevolgd door een hele winding, waarna het oppervlak van de schelp duidelijk verandert.

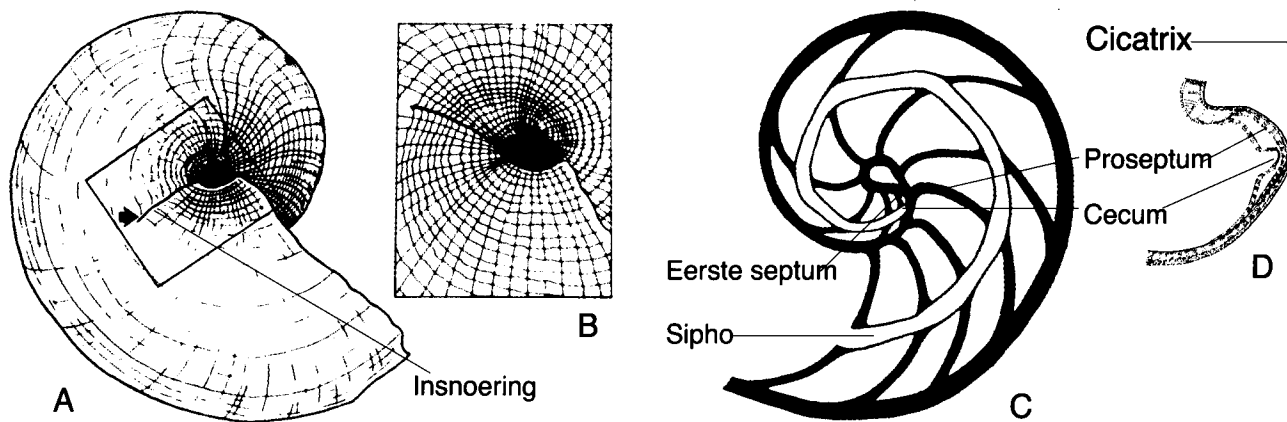
De 'eerste insnoering' (zie afb. 2A) geeft het tijdstip aan waarop de jonge ammoniet uit het ei is gekropen. Voorbij dat punt zijn op de schelp groeilijntjes te zien, ervoor is het oppervlak van de schelp uniform. Ook de structuur van de schelp zelf is verschillend; de protoconch, het cecum, het proseptum en de wand van de eerste winding zijn meestal gevormd door een enkele prismatische laag. Pas na het moment dat het jonge dier (de *ammonitella*) uit het ei komt worden de met parelmoer beklede septa en windingen gevormd. De latere schelp heeft dus zowel prismatische als parelmoer-lagen.

Maar wat betekent dat verschil nu eigenlijk?

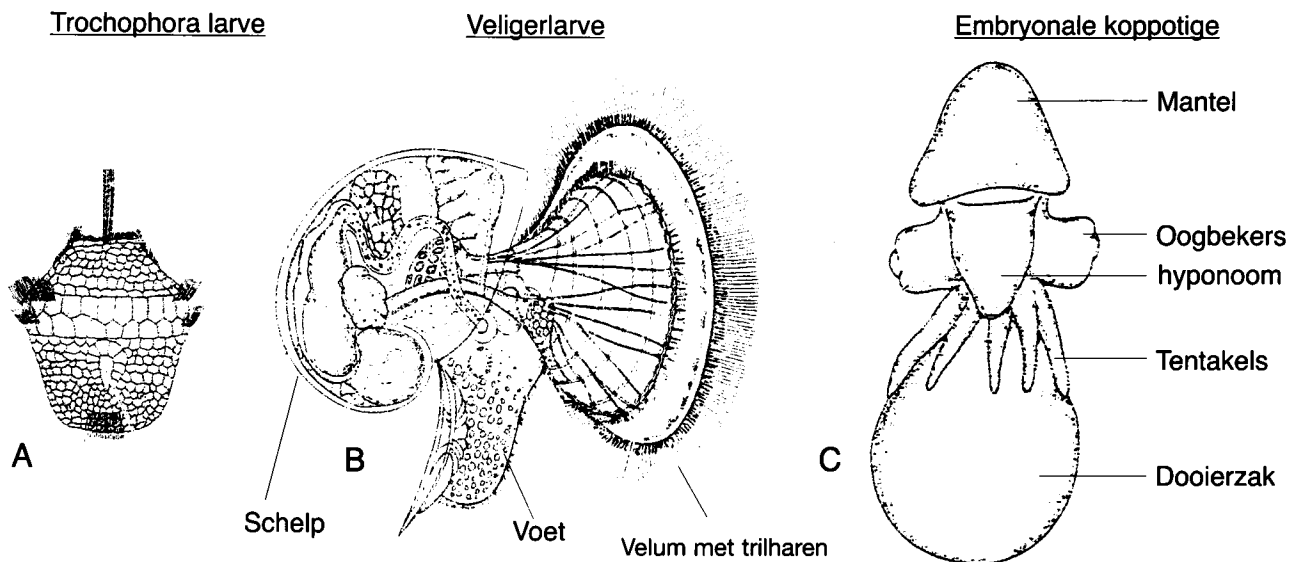
We weten niet of de ammonieten hun eieren in grote gelatineuze kapsels legden, op de zeebodem of zwevend in het water.

Wat we wel weten is dat de eieren klein waren, dus weinig reservevoedsel (dooier) hadden en dat de jongen meteen na het uitkomen op zoek moesten naar voedsel.

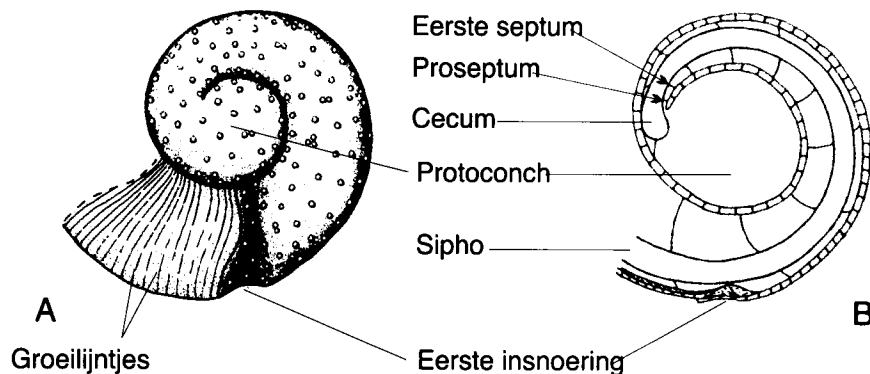
Als je maar 2 mm groot bent is het enige beschikbare voedsel het microscopisch kleine zoöplankton (eencellige organismen die net als planten het zonlicht gebruiken om voedsel te maken en de eerste schakel vormen in de meeste aquatische voedselketens). Het fytoplankton heeft zonlicht nodig en bevindt zich dus in de bovenste lagen van het zeewater. Willen jonge ammonieten dat voedsel kunnen gebruiken dan moeten ze daar ook drijven en



Afb. 1. De ontwikkeling van ei tot volwassen individu gaat bij de weekdieren volgens kenmerkende vormen, zoals de trochophora larve (A) en de veliger larve (B). Bij koppotigen worden deze kenmerkende larvenstadia overgeslagen en groeit het nieuwe individu rechtstreeks vanuit de eerste eicel uit naar het volwassen stadium. Het wordt gevoed door een grote bol dooier (vergelijkbaar met de dooier uit een kippenei).



Afb. 2. Schematische voorstelling van de eerste winding van een ammoniet (naar Landman 1988) waarbij het verschil in uitwendige schelpstructuur duidelijk aangegeven is (A), de doorsnede laat de positie van siphon en eerste septa zien (B). Zie ook afb. 4D.



Afb. 3 A en B. Exemplaar van *Eutrophoceras dekayi* (een nautilus uit het Boven-Krijt van Noord-Amerika) met een veel minder duidelijke eerste insnoering dan bij ammonieten. De overlangse doorsnede van de recente *Nautilus pompilius* toont de positie van de septa (C) en het begin van de eerste luchtkamer (D). (Naar Landman 1988)

dat betekent dat de schelp voldoende drijfvermogen moet hebben. Dat bereik je door een grote luchtkamer of door een lichte schelp.

Beschermd door het eikapsel heeft de ammonitella nog geen sterke, zware schelp nodig. De schelp in wording was waarschijnlijk alleen maar gemaakt van organisch materiaal (elastisch bindweefsel). Vlak voor het uitkomen trok het dier zich terug uit de protoconch en vormde het proseptum en het cecum. Het proseptum is prismatisch en verschilt in vorm en structuur van alle daarop volgende septa, die uit parelmoer opgebouwd zijn. Het proseptum is ook dikker dan de volgende septa. De embryonale schelp omvat dus minstens één tussenschot: het proseptum, en één drijfkamer: de protoconch. Het cecum is het allereerste begin van de siphon, het orgaan om vloeistof uit de kamers te pompen (zie Gea, maart 1996, vol. 29, nr. 1, pag. 2–12). Pas op dit moment, tijdens het ontstaan van de eerste luchtkamer, ontstaat er voldoende drijfvermogen, zodat het mogelijk wordt om de schelp te gaan versterken (en dus te verzwaren). Dit gebeurt in één keer door calciumcarbonaat uit het zeewater op te nemen en als prismatische kristallen in te bouwen. Dat is de reden dat er op die eerste winding geen groeilijntjes te zien zijn. Eenmaal vrij zwevend tussen het plankton, met een luchtkamer en een sterke schelp, begint de ammoniet te groeien. Door de schelp te vergroten bij de woonkameropening ontstaan op regelmatige afstand van elkaar de fijne groeilijntjes. Vanaf dit moment ontstaan ook pas de verschillen in vorm en versiering van de schelp, die zo kenmerkend zijn voor de volwassen dieren.

De ontwikkeling bij de nautilus

De ontwikkeling van de nautilus is een heel ander verhaal, met een ander begin. Dat is meteen al duidelijk wanneer je naar de doorsnede van de schelpen kijkt in afb. 2 en 3 maar ook op de foto's in afb. 4. Een duidelijke ontwikkeling bij de nautilus is de ontwikkeling van een grote hoeveelheid reservevoedsel in het ei (dooierzak), waardoor de nautilus al heel groot is op het moment van uitkomen. Hij heeft dan al een aantal luchtkamers en is direct in staat de leefwijze van zijn ouders te volgen.

Tijdens de vroege ontwikkeling van de jonge nautilus begint de vorming van de schelp met een doorschijnende laag, waarschijnlijk het *periostracum*. In de lengterichting ontstaan zwarte lijnen en vlakken, waaromheen aragonietkristallen afgezet worden. Dit eerste plekje met schelpmateriaal wordt de *cicatrix* genoemd, en is het uiterste puntje van de beginnende schelp. Een protoconch als bij de ammonieten wordt niet gevormd. Het proseptum ligt tegen de wand van de schelp aan (zie afb. 3D) en het eind van de siphon, het cecum, gaat ook niet door het proseptum heen.

Vrijwel meteen wordt er ook parelmoer binnen de schelp afgezet en vinden we over de hele schelp groeilijntjes die het verloop van de groei aangeven.

Nautilus pompilius kruipt uit het ei als er al 7 luchtkamers gevormd zijn. Septum 7 en 8 staan daardoor wat dicht bij elkaar. Ongeveer 1/3 winding naar voren ontstaat er een lichte insnoering in de schelp (afb. 3A en B).

Vergelijking met andere koppotigen

Zoals bij alle recente koppotigen verloopt de ontwikkeling van de nautilus direct, zonder tussenfasen. Het uitkomen van de eieren gebeurt bij een relatief grote afmeting en er is weinig verschil tussen de embryonale schelpen van een fossiele en een recente nautilus. De jonge nautilus heeft geen vrij zwevend stadium in het plankton, maar volgt direct de leefwijze van de volwassen dieren in dieper water en voedt zich voornamelijk met schaaldieren (krabben etc.) Tijdens onderzoek van de maaginhoud van de recente nautilus zijn ook resten van vissen, andere inktvissen en stekelhuidigen aangetroffen (Saunders et al. 1987).

Sommige pijlinktvissen en octopussen hebben evenals ammonieten kleine eieren. Alle jonge dieren die uit kleine eieren komen volgen eerst een periode van vrij zweven in het water tussen het plankton, om al zwevend kleine voedseldeeltjes te verzamelen. Pas daarna gaan ze op grotere prooiën jagen.

Hoewel ammonieten aan het eind van het Mesozoïcum al duidelijk op de terugweg waren in aantal en soortenrijkdom is het goed mogelijk dat de inslag van een reusachtige meteoriet aan het eind van het Krijt de genadeslag voor deze diergroep betekende. Immers de immense stofwolken die de hemel misschien wel maanden gedeeltelijk verduisterden waren funest voor het van zonlicht afhankelijke fytoplankton. Het instorten van deze basis van de voedselketen had meteen effect op de jonge ammonieten, die geen voedsel meer vonden. Dit hiaat in de voedselketen kan mede de oorzaak zijn geweest van het uitsterven van de ammonieten (Arnold et al. 1987).

De jonge nautilus leeft in dieper water, van grotere prooiën. Aan de basis van die voedselketen staat zoöplankton: eencellige diertjes die zich voeden met dood materiaal en met bacteriën die in staat zijn om zonder licht en / of zuurstof te groeien. Dit kleine gespuis, dat in de bovenlaag van modderig sediment leeft, wordt weer gegeten door wormen, slangsterren en garnaltjes. Deze dieren waren weer de prooi van de nautilus, die zo de Krijt / Tertiairgrens wel overleefde.

Literatuur

Arnold, J.M.; Reproduction and embryology of nautilus (1987) in: Saunders, W.B. & Landman, N.H. (Eds) Nautilus, the biology and paleobiology of a living fossil pp. 353 – 372
Arnold, J.M.; Development of the embryonic shell of nautilus (1987) in: Saunders, W.B. & Landman, N.H. (Eds) Nautilus, the biology and paleobiology of a living fossil pp. 373 – 400
Bucher, H., Landman, N.H., Klok, M. & Geux, J.; Mode and rate of growth in ammonoids (1996) in: Landman, N.H., Tanabe, K. & Davis, R.A. (Eds), Ammonoid paleobiology pp. 408 – 453. Plenum Press, New York
Hoedemaeker, P.J. & Stemvers-van Bommel, J.; Ammonieten. Gea, maart 1996, vol. 29, nr. 1, pag. 1 – 25
Landman, N.H.; Early ontogeny of mesozoic ammonites and nautilus (1988) in: Wiedman, J. & Kullmann, J. (Eds), Cephalopods – Past and present, pp. 215 – 228. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.
Landman, N.H., Tanabe, K., Shigeta, S.; Ammonoid embryonic development (1996) in Landman, N.H., Tanabe, K. & Davis, R.A. (Eds), Ammonoid paleobiology pp. 344 – 399. Plenum Press, New York
Tanabe, T. & Ohtsuka, Y.; Ammonoid early internal shell structure: its bearing on early life history (1985), Paleobiology, 11(3), pp. 310 – 322

Afb. 4 A. Jonge ammoniet (ammonitella) in het stadium dat hij uit het eikapsel komt. (p) proseptum, dat de overgang aangeeft van protoconch naar het gekamerde deel van de schelp. (e) eerste suture of eerste septum; duidelijk is het verschil in vorm van dit septum en het proseptum.
B. Lengtedoorsnede door de nautilus *Pseudoceras* sp. uit het Albien van Wissant (Fr). (n) is de navel, een stukje materiaal dat in feite geen deel uitmaakt van de schelp (zie ook afb. 3C).
(s) siphon. Foto B en C zijn gemaakt bij dezelfde vergroting, wat al aangeeft hoe groot het verschil in afmeting van de eerste (embryonale) winding is.
C. Lengtedoorsnede door de ammoniet *Dactyloceras commune* uit de Onder-Jura van Whitby (GB). Op deze doorsnede is de siphon niet getroffen.
D. Lengtedoorsnede door de ammoniet *Androgynoceras latacosta*, het gidsfossiel voor de green ammonite beds, een laag uit het Pliensbachien (Onder-Jura) bij Lyme Regis (GB). Het bijzondere aan deze ammonieten is dat de woonkamer bewaard is gebleven als groene calciëtkristallen, terwijl het gekamerde deel bestaat uit witte en gele calciëtkristallen. Zeer bijzonder is de perfecte fossilisatie van de siphon met cecum (zie ook afb. 2B). (↓) is de eerste insnoering.
De streepjes op de foto's zijn 1 mm.

