

Op, om en in het fossiel III Aptychi, anptychi en radula's van ammonieten

C.J.Homburg*

Het fossiel dat bekend staat onder de naam aptychus (meervoud aptychi) is in het verleden aanleiding geweest tot velerlei speculaties over een plaats in het dierenrijk. Aangezien de gang van zaken bij het verklaren van deze 'groep' een leerzaam voorbeeld is van ontwikkelingen in de paleontologie wordt hier summier beschreven hoe men tot het huidige inzicht is gekomen.

Op figuur 1 zien we hoe de aptychi veelal worden aangetroffen: dicht bij een ammoniet in de buurt van de opening (apertuur) van de woonkamer. In dit geval bij een ammoniet uit de Boven-Jura bij Eichstätt. Behalve in de buurt van ammonieten zijn aptychi ook binnen de schaal aangetroffen bij beschadigde exemplaren en wel in de woonkamer (zie figuur 2). Dat hier aanzienlijk minder voorbeelden van bekend zijn heeft o.a. als oorzaak dat de ammoniet op de juiste plaats beschadigd moet zijn of beschadigd moet worden. Verder zijn uit Zuid-Duitsland en het Alpengebied massavorkomens bekend waarbij aptychi als het ware 'schelpenbanken' hebben gevormd zonder dat er ammonieten in de buurt voorkomen. Dit gebeurde meestal in klei- of kalkafzettingen. Men spreekt over de 'Aptychen-ton' van de Boven-Jura en de

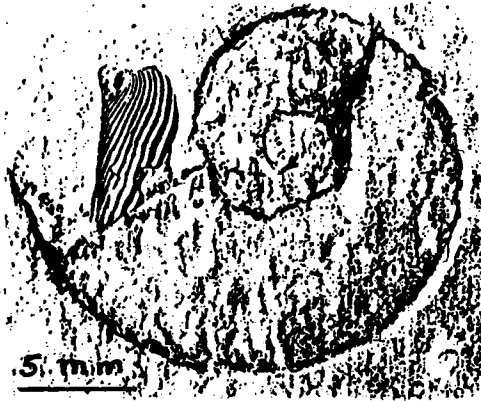


Fig. 1. Aptychus bij de opening van de woonkamer. *Neohetoceras sterspisp* (Opp) met *Lamellaptychus*. Malm, Eichstätt. (Uit SCHINDEWOLF, 1958).



Fig. 2. Aptychus in de woonkamer van de ammoniet *Sonninia arenata* (Quenstedt). Midden-Jura, Schotland. (Uit MORTON, 1973).

'Aptychen-Schiefer' van het Onder-Krijt. Deze concentraties kunnen door inspoeling gevormd zijn (minder waarschijnlijk) of doordat veel materiaal is opgelost, waaronder de ammonieten-schalen.

De naam aptychus verwijst naar het feit dat er vrijwel altijd twee symmetrische elementen samen worden gevonden die in tegenstelling tot de Bivalvia nooit dichtgevoegen voorkomen. In Duitsland sprak men over 'Unfalter' (ungefalt). Hoewel ze door het paarsgewijs voorkomen sterk aan Bivalvia doen denken behoren ze hier beslist niet toe. Er zijn geen slottanden of -groeven, noch is er een mantellijn. Een Nederlandse naam voor Bivalvia is Tweekleppigen. Hiertoe behoren bijvoorbeeld de schelpen op het Noordzeestrand. Andere Latijnse aanduidingen voor dezelfde klasse zijn Lamellibranchiata (=Blad-

* Tarwekamp 4
1112 HD Diemen

kieuwigen), Pelecypoda (= Bijlvoetigen) en Acephala (= Koplozen).

Gesteenten waarin de toch vrij zeldzame aptychi voorkomen bevatten meestal ook diverse andere diersoorten, waaronder ammonieten. Het is dus niet zo verwonderlijk dat de opvattingen over aptychi nogal uiteenlopend zijn geweest. RUPPEL (1829) en TRAUTH (1927, 1936) meenden dat ze een functie als deksel hadden. SCALIA (1922, 1923) dacht aan pantserresten van kreeftachtigen die tot in de woonkamer van de ammonieten waren doorgedrongen en deze zouden hebben opgegeten. Tegen het einde van de Krijtperiode zou dit zelfs tot het uitsterven van de ammonieten hebben geleid. Omgekeerd meende VON MEIER (1831) dat de ammonieten "die Aptychen-Tiere" uitgerooid hebben.

Verder werden ze genoemd als elementen van wormen, onderkaken (MEEK & HAYDEN, 1864), deksel van een inwendig orgaan, keelbeentje of kaak van vissen, mannetje dat als parasiet in de woonkamer van het wijfje leefde. Tenslotte noem ik BEURLEN (1957) die het onwaarschijnlijk vindt dat het een afsluitdeksel betreft. Het tweedelige aspect spreekt dit volgens hem tegen. Aangezien er als zeldzame vondsten meerdere aptychi in één ammoniet zijn gevonden is natuurlijk gedacht aan verorberde Bivalvia, Brachiopoden enz.

We zien dat na verloop van tijd de aptychi allengs meer in directe relatie tot de ammonieten worden gezien. Van de vele genoemde functies die voor de aptychi zijn aangenomen is die van een deksel overgebleven (fig. 3).

Deze mening is in vrijwel alle hand- en leerboeken over paleontologie vermeld, althans in de



Fig. 3. Ammoniet met *Aptychus lamellosus* als deksel. Malm, Solnhofen. (Uit ZITTEL).

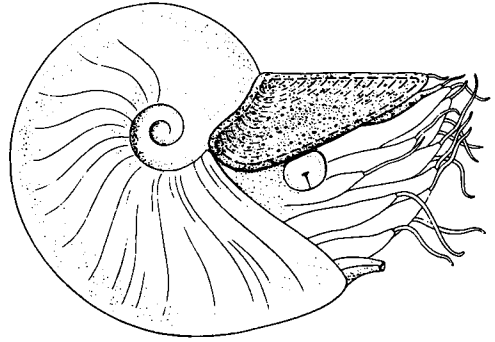


Fig. 4. Reconstructie van een ammoniet met 'hoed' (Kopfkappe) waar de aptychi zijn ingesloten. De armen, waar niets over bekend is, zijn getekend naar het voorbeeld van Nautilus (Uit SCHINDEWOLF).

diverse boeken tot 1983 die ik er op nagekeken heb. Er zijn uitzonderingen, nl. het Paläontologisches Wörterbuch 2e druk van LEHMANN uit 1977 en Spezielle Paläontologie Teil 2 van ZIEGLER uit 1983. Tot deze mening heeft een artikel van SCHINDEWOLF uit 1958 sterk bijgedragen. Hoewel diverse auteurs in de Treatise on invertebrate paleontology (MOORE, 1957) zich nog voorzichtig opstellen is gedurende een internationaal zoologisch congres in 1958 hierover een uitspraak gedaan en wel vóór de functie als deksel. Het artikel van SCHINDEWOLF verscheen een jaar na de uitgave van de 'Treatise', deel L, dat over Ammonidea gaat. Hij maakt een vergelijking met de 'hoed' van de Nautilus (fig. 4) en de opercula (deksels) van Gastropoden (slakken) en schrijft o.a. : "*Daar echter voor veel auteurs de bewijsstukken die er tot op heden zijn niet voldoende schijnen te zijn, wordt hier een nieuwe vondst beschreven, die volgens mij boven elke twijfel is verheven*" en verder "...naar ik hoop ook de hardnekkigste scepticus ervan zal overtuigen dat de Aptychus een sluitdeksel van de ammonieten is en niets anders" (vertaling van de auteur).

OVER AMMONIETEN EN VERWANTE DIERGROEPEN

De Cephalopoden (Koppotigen, Inktvissen) vormen één van de Klassen van het Fylum der Mollusken (Weekdieren). De Klasse is onderverdeeld in vier Onderklassen, zie fig. 5. De hedendaagse opvatting over de relaties van de vier Onderklassen is volgens HOLLAND (1979) als volgt. Uit één van de Ordovicische Orden heeft zich de Onderklasse Bactridoidea ontwikkeld, waarvan de vroegste exemplaren uit het Midden-Siluur stammen. Hieruit hebben zich in het Boven-Siluur de Ammonoidea ontwikkeld. De Coleoi-

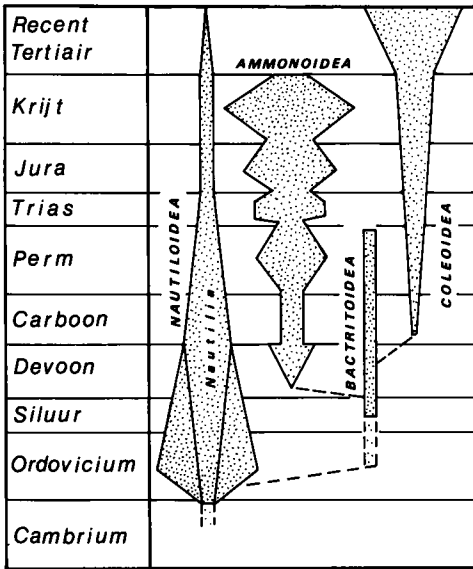


Fig. 5. Het optreden van Cephalopoda in de stratigrafie en de evolutionaire verwantschap van de vier onderklassen. De breedte van de kolommen geeft het aantal soorten aan en niet het aantal individuen (naar HOLLAND, 1979 en MOORE, 1952)

dea zijn waarschijnlijk in het Boven-Devoon tot ontwikkeling gekomen. De oudste vondsten hiervan betreffen Belemnieten uit het Onder-Carboon. De Coleoidea werden vroeger als Dibranchiata (Tweekieuwigen) aangeduid. Het zijn dieren met een inwendige schaal. Behalve de Belemnieten behoren hiertoe de Sepioidea, de tien-armige inktvissen. De drie andere Onderklassen hebben uitwendige schalen.

VORM EN BOUW VAN DE APTYCHI

Zoals eerder gezegd is de vorm van de gepaard voorkomende aptychi mosselachtig, zij het nooit

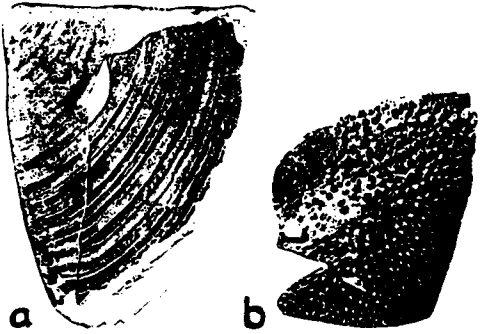


Fig. 6. Morfologie van *Spinaptychus* uit het Onder-Krijt: a. binnenzijde met groeilijnen; b. buitenkant. Maatstrep = 1 cm. (Uit MOORE, 1957).

samengevouwen. Van de enkele aptychus is de buitenrand boogvormig en ook de voorzijde is in de meeste gevallen uitgebogen. De rechte zijden raken elkaar. Bij een gunstige fossilisatie is te zien dat de uit calciet gevormde aptychi door een dunne, hoornachtige substantie met elkaar verbonden zijn. Evenals bij Bivalvia is de buitenkant lichtelijk gewelfd (convex), terwijl de binnenzijde iets is verdiept (concaaf, zie fig. 7a). Deze binnenkant is glad, hoewel er soms fijne groeilijnen op te zien zijn (fig. 6a). De buitenkant is glad of voorzien van versieringen zoals we ook op diverse Bivalvia kunnen aantreffen, nl. glad met of zonder poriën, korreltjes (granula) of fijne stekels (6b). De parallelverlopende groeven tonen dakpansgewijs over elkaar grijpende lijsten die in sommige gevallen verdikt zijn. In de systematiek worden ze benoemd naar de uitwendige vorm en de ornamentatie. Deze toont soms zeer fijne verschillen, zie fig. 7a-f.

Naast de aptychi worden anaptychi onderscheiden. Dit zijn eenvoudige gebogen schijfjes, die geen calciet bevatten, maar chitineus of hoornachtig zijn. Volgens SCHINDEWOLF e.a.

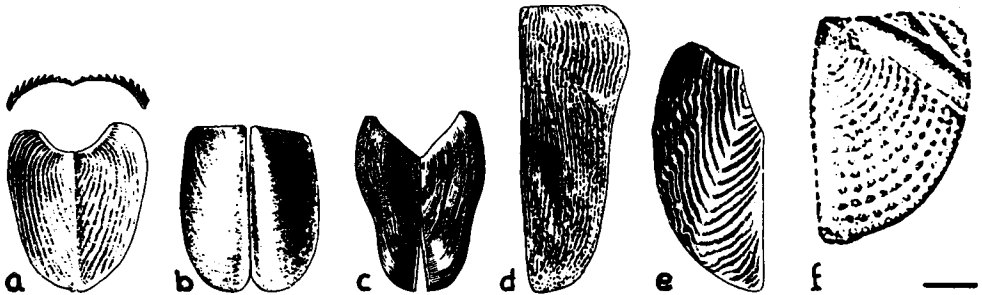


Fig. 7. Enige variaties van de versieringen van aptychi: a. *Lamellaptychus*, buitenkant en dwarsdoorsnede, Midden-Jura/Onder-Krijt; b. *Pseudostriaptychus*, Onder-Krijt; c. *Laevilamellaptychus*, Jura/Krijt; d. *Cornaptychus*, Onder/Midden-Jura; e. *Rugaptychus*, Onder-Krijt; f. *Granulaptychus*, Midden-Jura/Onder-Krijt. Maatstrep = 1cm.

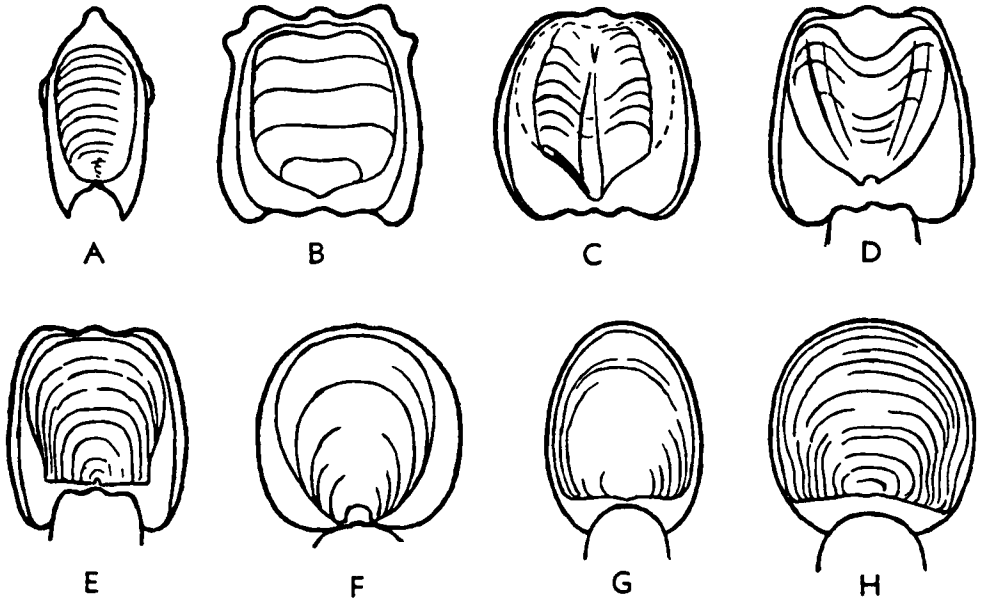


Fig. 8. Anaptychi uit de Lias als deksels getekend in de opening van de ammonieten waarmee ze geassocieerd zijn: A. *Amaltheus*; B. *Pleuroceras*; C. *Metophioceras*; D. *Arietites*; E. *Euasteroceras*; F. *Alsatites*; G. *Psiloceras*; H. *Lytoceras*. Bij geen van hen is de opening geheel afgesloten.

zouden zij evenals een paartje aptychi de woonkamer van ammonieten afsluiten, zij het dat ze net als de aptychi niet rondom tot de rand rijken, zoals figuur 8 laat zien. Zowel aptychi als anaptychi komen voor vanaf het Devoon tot het einde van het Krijt. Ze zijn echter in het Paleozoïcum en het Trias zeldzaam. In Jura en Krijt zijn ze daarentegen op sommige plaatsen in overvloed te vinden. De lengtematen liggen tussen 4 en 40 mm; afmetingen die gerelateerd zijn aan de maten van de ammonieten. Over de fijnere bouw van de hoornachtige anaptychi is weinig bekend. Vermoedelijk omdat deze organische stof slecht

behouden blijft. Dat is tevens de reden waarom ze zo weinig gevonden worden.

Van de verkalkte aptychi zijn dunne doorsneden gemaakt. Daaruit blijkt dat de calciëtkristallen in een matrix van chitine zijn afgezet en dat zij een vrij stevig middendeel van variabele dikte vormen. Aan de bolle bovenzijde bevinden zich meerdere laagjes dunne calciëtplaatjes met een regelmatige rangschikking. Vanaf de holle binnenkant zien we prismatische calciëtkristallen die welliswaar ook een zekere geordende gelaagdheid vertonen, maar die toch een 'roffeligheid' bezitten.

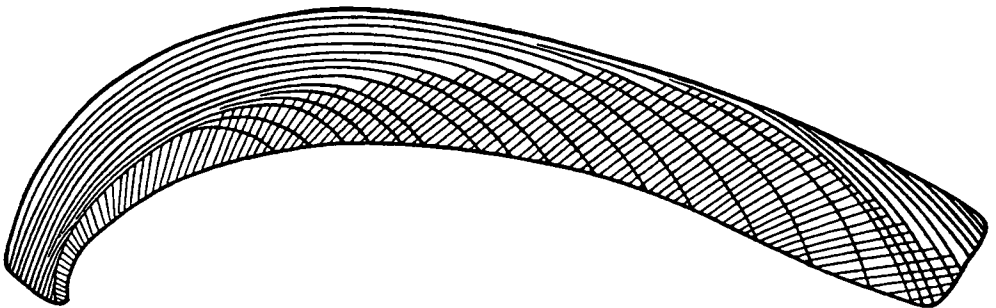
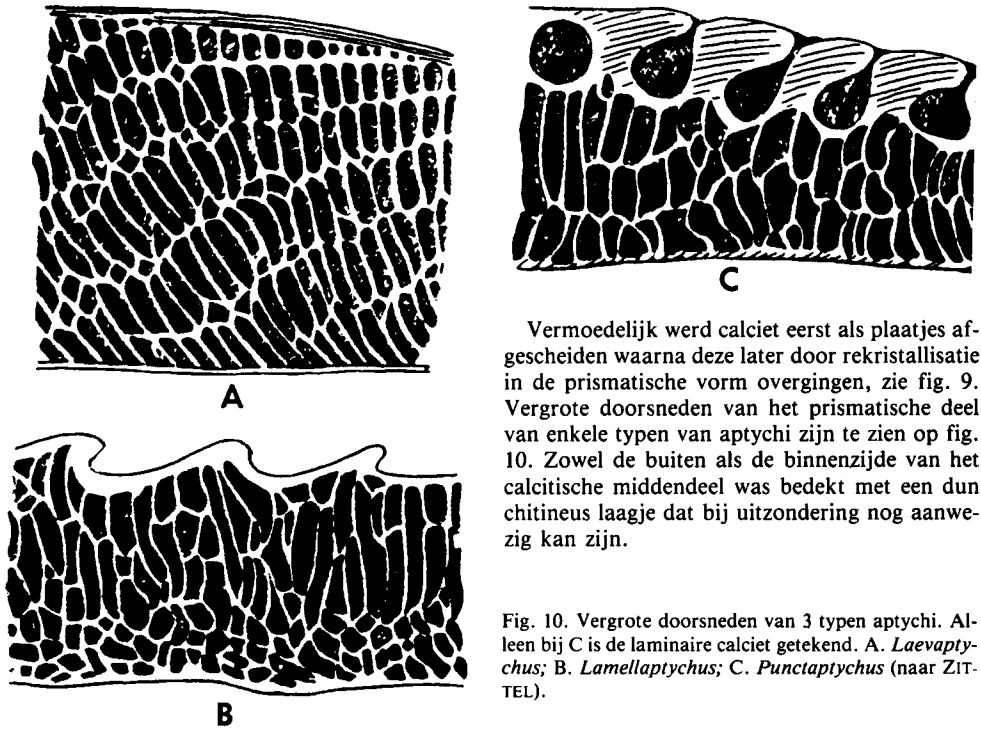


Fig.9. Schematische doorsnede van een *Laevaptychus* (Malm). De \pm parallel lopende lijnen worden gevormd door fijne laminaire calciet. Het gedeelte met dwarsstreping is een gedeelte waar de calciëtplaatjes zijn gerekristalliseerd tot rhomboïde kristallen. (Uit SCHINDEWOLF).



Vermoedelijk werd calciet eerst als plaatjes afgescheiden waarna deze later door rekrystallisatie in de prismatische vorm overgingen, zie fig. 9. Vergrote doorsneden van het prismatische deel van enkele typen van aptychi zijn te zien op fig. 10. Zowel de buiten als de binnenzijde van het calcitische middendeel was bedekt met een dun chitineus laagje dat bij uitzondering nog aanwezig kan zijn.

Fig. 10. Vergrote doorsneden van 3 typen aptychi. Alleen bij C is de laminaire calciet getekend. A. *Laevaptychus*; B. *Lamellaptychus*; C. *Punctaptychus* (naar ZITTEL).

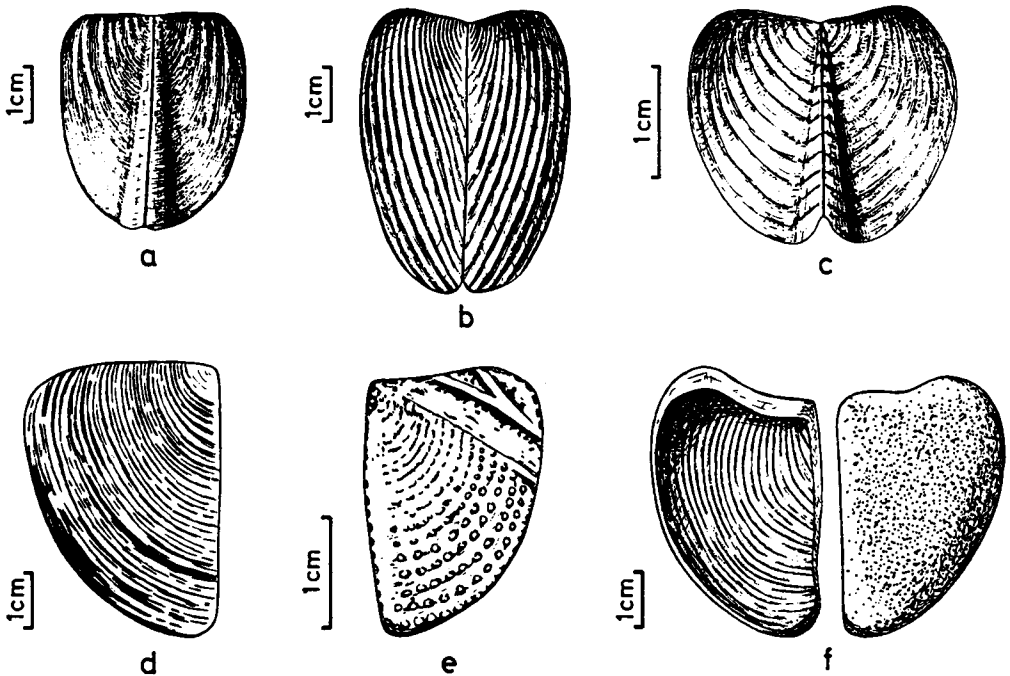


Fig. 11. Schematische tekening van de meer algemene typen aptychi, zie tabel 1.
 a. *Cornaptychus* b. *Striaptychus* c. *Granulaptychus*
 d. *Lamellaptychus* e. *Praestriaptychus* f. *Laevaptychus*

De aptychi hebben, in tegenstelling tot de anaptychi, een eigen naamgeving en 'systematiek' gekregen. Omdat van de meeste ammonieten geen aptychi of anaptychi bekend zijn is het niet mogelijk gebruik te maken van de naamgeving die voor ammonieten geldig is. Bovendien is gebleken dat bepaalde typen van aptychi bij

meerdere genera of families van ammonieten voorkomen. Van de 15 typen van aptychi die in de 'Treatise' zijn beschreven zijn de zes meest algemene typen op fig. 11 afgebeeld. Verder staat in tabel 1 vermeld bij welke ammonieten ze tot op heden zijn aangetroffen.

Aptychen	Tijdvak	Voorkomen in/bij
Cornaptychus	Onder-Jura/ Midden-Jura	Hildoceratidae, Harpoceratidae, Grammoceras, Leioceras, Sonninia, Hecticoceras.
Lamellaptychus	Midden-Jura/ Onder-Krijt	Haploceratidae, Fylloceratidae, Neochetoceras, Opelliidae, Taramelliceras.
Praestriaptychus	Midden-Jura/ Onder-Krijt	Stefanoceras, Nosmannites, Parkinsonia, Kepplerites, Kosmoceras.
Granulaptychus	Midden-Jura/ Onder-Krijt	Perisfinctinae, Garantiana, Subplanites, Stefanoceras, Lithoceras
Striaptychus = Synaptychus	Boven-Krijt	Scafitidae, Stefanotidae, Perisfinctidae.
Laevaptychus	Boven-Jura/ Onder-Krijt	Aspidoceras, Hybonoticeras
Anaptychus	Paleozoicum	Manticoceras, Goniatites
	Trias	Arcestes, Trachyceras, Monofyllites.
	Jura	Protoceratidae, Aratitidae, Lipoceratidae, Amaltheidae, Eoderoceras
	Krijt	Lytoceratina, Desmocerataceae

TABEL 1

Met bovenstaande gegevens lijkt het vraagstuk van de aptychi opgelost te zijn. Toch bleven er voor een aantal paleontologen nog vragen over. Indien de aptychi, evenals de schaal, door de buitenste laag cellen van het mantelweefsel van de ammoniet zijn afgescheiden, waarom zijn ze dan als calciet afgezet, terwijl de ammonietenschaal van aragoniet is? Een bepaald type cellen kan immers maar één soort materiaal afzetten.

Waarom zou de deksel uit twee min of meer scharnierende delen bestaan? Dat is noch bij de huidige Nautilus, noch bij andere diergroepen met een deksel het geval. Bij de ongewervelde dieren bestaan ze altijd uit één stuk. En de belangrijkste vraag: waarom sluiten ze de opening niet volledig af? Dat mag van sluitdeksels (opercula) toch wel verwacht worden!

EEN ANDERE KIJK

Een tiental jaren na de aanvaarding van aptychi en anaptychi als beschermende deksels verschenen in 1967 twee artikelen van achtereenvolgens LEHMANN en CLOSS in het Paläontologisches Zeitschrift waarin aptychi en anaptychi werden beschreven als zijnde onderdelen van het kauwapparaat van ammonieten en goniatieten (een primitief type ammoniet). De gegevens waren onafhankelijk van elkaar verkregen. Sindsdien hebben vooral LEHMANN en zijn medewerkers tot 1987 een twintigtal studies over deze nieuwe interpretatie gepubliceerd, die de juistheid ervan bevestigen.

LEHMANN was oorspronkelijk op zoek naar radula's. Dat zijn kleine hoornachtige plaatjes met rijen van tandjes die, met uitzondering van de Bivalvia, bij vrijwel alle levende mollusken voorkomen. Ze schrapen, raspen of verkleinen het voedsel of spelen een rol bij het slikken. Zowel hij als CLOSS hebben radula's gevonden, waarover later meer.

Bij de stad Ahrensburg dicht bij Hamburg bevinden zich een aantal kiezelgroeven waarin vrij veel kogelvormige kalkkonkreties zijn gevonden. Deze werden in het onderste Lias epsilon (Onder-Toarcien) gevormd en tijdens het Weichselien door het gletsjerijs verplaatst en als morene achtergelaten. Dit wordt het "Ahrensburger geschiebe" genoemd. Een groot deel van deze "Lias-Kugeln" is om ammonieten gekonkretiseerd, voornamelijk rond de soort *Eleganticerus elegantulum* (YOUNG & BIRD, 1928). In 1966 heeft LEHMANN aan de hand van dit materiaal kunnen aantonen dat er een morfologisch verschil bestaat tussen de twee geslachten van deze soort. Uit de dunne doorsneden, die voor dit onderzoek nodig waren, bleek dat het fossilisatieproces hier tamelijk gunstig was verlopen. Er zijn onder andere resten van de kropmaaag en omhulsels van eieren aangetroffen. De bijzondere fossilisatie bracht hem er toe in de ammonieten van dit materiaal naar radula's te gaan zoeken. Van bijna 300 voornamelijk kleinere exemplaren van *E. elegantulum* werden mediane doorsneden gemaakt. In slechts 4 gevallen waren aptychi in de woonkamer te zien. Ze bevonden zich op ongeveer 1/3 afstand van de opening en wel aan de ventrale (= buik) zijde (fig.12). In alle gevallen was iets hoger een tweede hoornlaagje te zien en bevond zich tussen de laagjes een radula. Om de bouw van de aptychi en de andere delen goed te leren kennen werden een paar exemplaren dwars doorgezaagd en de zaagvlakken aangeslepen. Deze werden gefotografeerd en getekend. Hierna werd weer een laagje van 0,1 mm afgeslepen, gefotografeerd, getekend enz. Bij dit materiaal waren

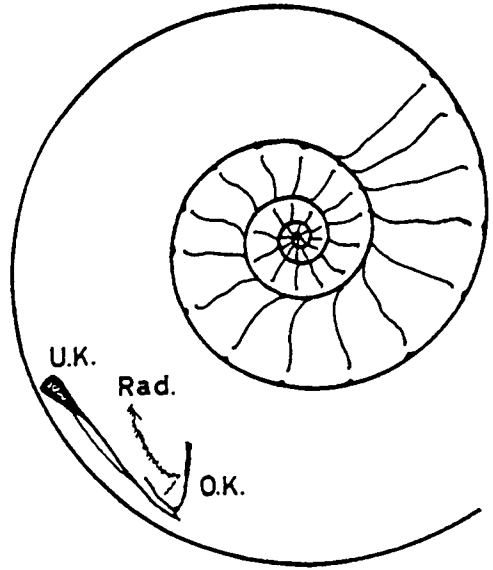


Fig. 12. Mediane doorsnede van *Eleganticerus elegantulum* van Ahrensburg, Onder-Toarcien. U.K. = onderkaak, O.K. = bovenkaak, R = Radula. De woonkamer is 3/4 winding; de kaken hierin op $\pm 1/3$ afstand van de opening. (LEHMANN, 1967).

soms meer dan 100 doorsneden nodig om een volledig beeld te verkrijgen. Aan de hand van de tekeningen werd een model gemaakt van de aptychi en de bovenliggende delen waarbij bleek dat deze samen de onder- en bovenkaak vormden van "das Ammonieten-Tier". Op dezelfde manier werd in latere jaren een aantal andere soorten onderzocht met overeenkomstige resultaten, zij het dat daarbij variaties in de vorm van de kaken werd gezien. Op grond van deze waarnemingen kunnen we veronderstellen dat alle ammonieten twee kaken hadden, beide bestaande uit een hoornachtige substantie, waarvan de onderste onder de naam Anaptychus als fossiel bekend staat. Bij ongeveer 2/3 van de ammonieten zijn harde calcietplaten op de buitenkant van de anaptychi afgezet: de aptychi, zie fig. 13.

Tijdens het sterven verblijft het dier meestal in de woonkamer. Bij een langzame vertering kunnen de verschillende organen in de woonkamer fossiliseren, fig.14. Bij een snelle vertering, gepaard gaande met de vorming van verteringsgassen, kan de inhoud tot buiten de woonkamer geperst worden. Het meeste materiaal zal dan door het zeewater of door aaseters afgevoerd worden. Of het diffundeert in het omgevende sediment, waarbij de zware aptychi dicht bij de mondopening achterblijven. Ook is het mogelijk

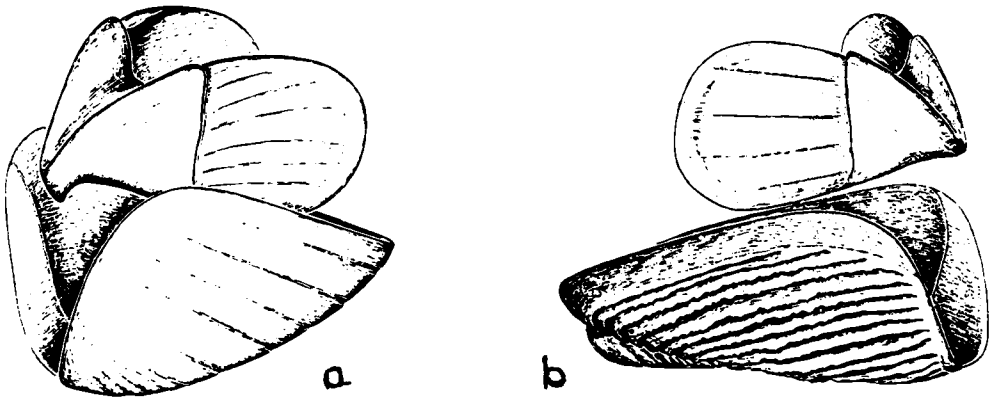


Fig. 13. Modellen van kaken van ammonieten. a. *Psiloceras*, de onderkaak is een anaptychus. b. *Hildoceras*, de onderkaak is door een paar aptychi bedekt, hier *Cornaptychus*. (LEHMANN, 1967.)

dat het dier is gestorven terwijl het buiten de woonkamer stak, bijvoorbeeld bij een snelle verstikking door zwavelwaterstof (H_2S). Deze stof werkt verslappend op de spieren, zodat het dier zich niet meer binnen de schaal kan terugtrekken. In het tweede en derde geval zal de chitineuze substantie vrijwel altijd verdwenen zijn. Het achterblijven van een aptychus of een anaptychus precies op de opening van de woonkamer is dus een grote uitzondering. Juist deze uitzondering heeft aanvankelijk tot een verkeerde interpretatie geleid.

APTACHI EN LEVENSWIJZE

Vrijwel zeker waren ammonieten niet in staat met hun kaken te bijten. Dat is wél het geval met de meeste recente inktvissen. Zo kunnen sepia-soorten met hun "papegaaijenbek" niet alleen schade veroorzaken in mosselbanken, maar zelfs de stevige schelp van een patella verbrijzelen. Bij de ammonieten verstevigden de kaken de mondholte, waarbij we de bovenkaak als geheel kunnen zien en de onderkaak als het tegenstuk. Ze moeten onderling van elkaar, maar ook ten opzichte van de oesofagus (slokdam) een grote beweeglijkheid gehad hebben. Het voedsel kon hoogstens enigszins geplet of fijngedrukt worden, maar in geen geval echt vermalen. Doordat in de laatste jaren ook andere organismen zijn bekeken - recent en fossiel - is het functionele beeld duidelijker geworden. Het is bijvoorbeeld zeer onwaarschijnlijk dat ammonieten grotere prooidieren konden aanvallen of er stukken af bijten. Daartoe zijn de hoornachtige kaken niet sterk genoeg, hoewel ze, doordat de voorranden omgeslagen zijn, a.h.w. geflenst, wel een nagelachtige stevigheid bezeten hebben. De kaakran-

den waren niet scherp (fig. 13). Vermoedelijk leefden ze van op de bodem levende dieren, waarbij we moeten denken aan kleine kreeftachtigen, jonge of hoornschalige brachiopoden, ostracoden, foraminiferen, bryozoën, crinoiden en jeugdige ammonieten. In enkele ammonieten zijn ophopingen van zeer kleine aptychi gevonden, maar ook skeletdeeltjes van grotere eencelligen. Of dit alles ook opgaat voor de zeer grote ammonieten met een diameter van meer dan 2 meter weet ik niet.

Met het inzicht dat de an-/aptychi als onderkaken moeten worden opgevat krijgt een aantal van de reeds genoemde vragen een antwoord. Als de an-/aptychi geen opercula zijn vervalt de vraag waarom ze de opening niet geheel afsluiten. Aangezien de aragonitische ammonietenschaal door het mantelweefsel is gevormd, maar de kaken - en daarop later de aptychi - door ander weefsel, wekt het minder verwondering dat er een verschil in kristalvorm is tussen de schaal en de aptychi. Wel is er nu een nieuwe vraag opgekomen, nl. naar de functie van de calcietafzetting op de anaptychus. Laten we eerst naar de relatieve afmetingen van de aptychi kijken. Van specimen uit vier superfamilies uit de Jura is de lengte van de aptychi gemeten ten opzichte van die van de woonkamer en uitgedrukt in procenten. Deze waarde bleek zeer constant te zijn en wel gemiddeld 15,4% met een standaardafwijking van 1,04%. De lengte van de woonkamers bleek zeer variabel tussen de verschillende groepen, maar tamelijk constant binnen één soort te zijn. Van jonge ammonieten met een doorsnede van 1,6 mm tot volwassen exemplaren van meer dan 200 mm was de verhouding $\pm 15\%$. We kunnen zeggen dat de aptychi ongeveer 1/6e deel van de lengte van het dier bedroegen.

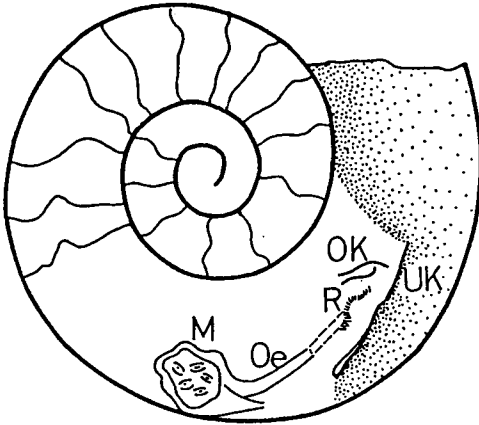


Fig. 14. De plaats van de bovenkaak (OK), de onderkaak (UK), de radula (R), de Oesofagus (Oe) en de kropmaag (M) met ostracoden in de woonkamer van *Amioceras*, Lias alpha, Yorkshire. (LEHMANN, 1972).

En dan de anaptychi, deze zijn breed-boortvormig. Er is een verschil in relatieve afmetingen van de twee kaken tussen recente en fossiele soorten cephalopoden. Bij recente dieren is de lengte van de onderkaak ongeveer de helft van die van de bovenkaak. Er bestaan ook verschillen in de afmetingen en de aanhechtingsplaatsen van de kaakspieren tussen recente en fossiele cephalopoden (LEHMANN, 1976). Gezien deze bouw veronderstelt LEHMANN dat het dier in staat was de onderkaak zover naar voren te bewegen dat het als schep zou kunnen dienen voor het verzamelen van kleine prooidieren. Een dergelijke beweeglijkheid is ook van andere recente dieren bekend (BARNES, 1980). Nadat de mond gevuld was met

zeewater en voedseldeeltjes zouden de twee kaken vooral de taak hebben het overtollige water te verwijderen. De vorm van de kaken wijst hierop (MORTON e.a., 1987). Onwaarschijnlijk is dit niet, zoals figuur 15 aantoont. De rand van de onderkaak is vermoedelijk dicht boven de bodem voortgeschoven. Mogelijk was er wel een direct contact met het sediment, maar de kracht waarmee de ammonieten zich konden voortbewegen was te zwak om zelfs een geringe wrijvingsweerstand te kunnen overwinnen. Recente inktvissen waaronder *Nautilus*, kunnen zich vrij snel voortbewegen met hun spuitrechter, die als een straalmotor werkt. Aangenomen wordt dat ook de ammonieten in het bezit waren van zo'n spuitrechter of hyponoom, zij het wat minder gespierd (De hyponoom werd vroeger siphon genoemd, maar deze term is verouderd en het gebruik ervan is verwarrend).

Het moderne concept is dat primair de chitineuze anaptychus is gevormd, waarop secundair bij een groot aantal calciëten is afgezet: de aptychus. Over de functie van dit calciëten veronderstelt LEHMANN in zijn boek (1976) toch weer de mogelijkheid van een rol als afsluitingsmechanisme, misschien uit eerbied voor zijn beroemde landgenoot Schindewolf. MORTON & NIXON (1987) geven drie functionele voordelen voor de verkalkte aptychi als onderkaak.

1. De calciëtenplaatjes vergroten het gewicht van de onderkaak en beïnvloeden de stabiliteit en - in mindere mate - het drijfvermogen van het dier. Dit kan belangrijk zijn als de ammoniet genoodzaakt is de mondholte en de onderkaak dicht bij de bodem te kunnen houden als het zich voedt.
2. Met de aptychi is de kaak en de mondholte

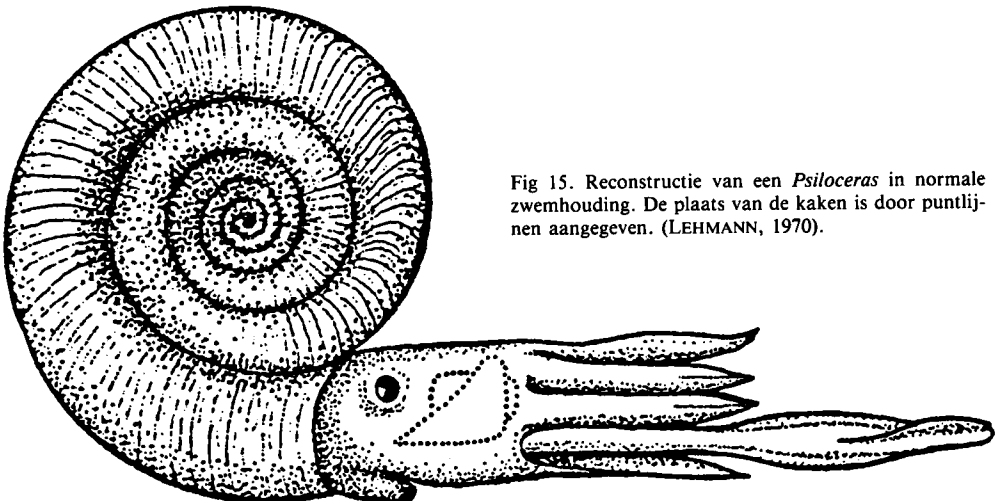


Fig 15. Reconstructie van een *Psiloceras* in normale zwemhouding. De plaats van de kaken is door puntlijnen aangegeven. (LEHMANN, 1970).

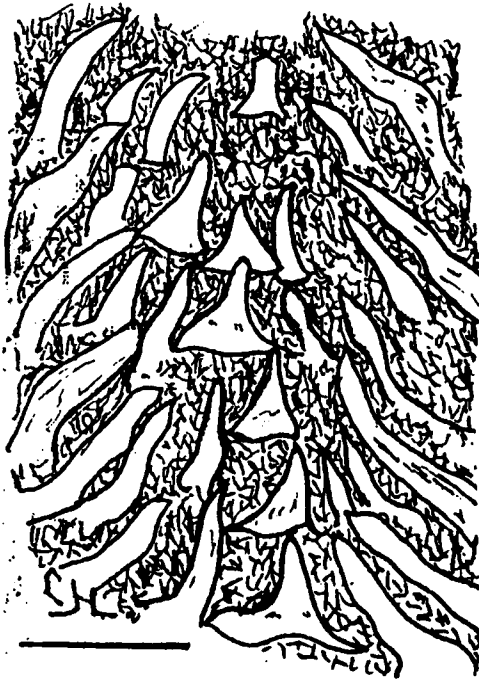


Fig 16. Tekening naar een foto van de radula van de goniatiet *Eoasianites* sp. 1. Hoewel verdrukt en enigszins beschadigd zijn de dwarsrijen van 7 tanden goed te zien (CLOSS, 1967). Tekening van de auteur, maatstrep = 2 mm.

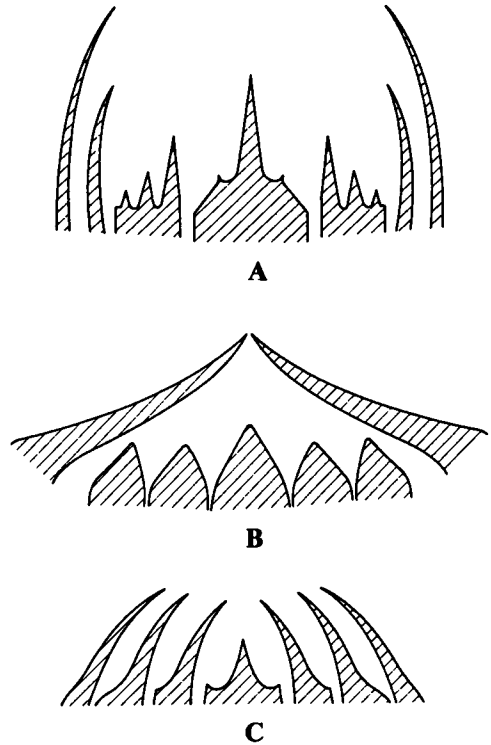


Fig 17. Schematische tekening van radulatanden in een dwarsrij.
a. *Eleganticerias*. b. *Arnioceras*. c. *Eoasianites*. (LEHMANN, 1976)

stijver, hetgeen een voordeel kan zijn als grote watermassa's door een 'filter' moeten worden weggeperst met het doel voedseldeeltjes achter te houden. De vorm van de kaken en de relatief grote afmetingen van de onderkaak is met deze rol in overeenstemming.

3. Verkalking kan de mondholte beschermen tegen ruw materiaal in de bodem tijdens de voedselopname.

Mijns inziens is vooral het eerste argument van belang. Bij het gedeeltelijk verlaten van de woonkamer gaan de aptychi mee. De schaal zal door het verplaatsen van het zwaartepunt, enigszins wentelen waardoor de mond tegen de bodem wordt gedrukt. Door het verplaatste calciet zal de 'verankering' gunstiger zijn, zie fig. 15. Het is natuurlijk mogelijk dat alle drie de factoren een rol hebben gespeeld. Niet alle ammonieten hebben in precies hetzelfde milieu geleefd. Ze zullen verschillende niches (soort-eigen micromilieus) bezet hebben. Het is mogelijk dat verschillen in niches invloed gehad hebben op de zwaarte van de calcietafzetting. Voor zover mij bekend is hier nog geen onderzoek naar gedaan.

DE RADULA

Zowel LEHMANN als CLOSS publiceerden in 1967 niet alleen over de kaken, maar ook over de vondsten van radula's. Het betrof zowel radula's bij ammonieten uit de Jura als goniatieten uit het Boven-Carboon. De radula is kenmerkend voor de Mollusken met uitzondering van de Bivalvia. Het is een tongachtig voor en achterwaarts bewegend bandje dat zich bij de mondholte bevindt, zie fig. 14. De radula is met kleine tandjes of plaatjes bezet. Bij de recente slakken zijn deze dermate 'persoonlijk' voor elke soort dat ze voor determinatie worden gebruikt. Bij de ammonieten zijn de tandjes in dwarsrijen van 7 geplaatst en hebben ze ook hier kenmerkende vormen, zie de figuren 16 en 17. Zowel de tong als de tandjes zijn van chitine-achtig materiaal. De lengte van de radula is bij de ammonieten niet nauwkeurig bekend, maar het kan bij een dier met een totale doornede van 30 mm meer dan 6,5 mm zijn. Bij *Eoasianites* zou dit neerkomen op ongeveer 12 dwarsrijen, dus in totaal zo'n 84 tandjes. Bij de huidige Gastropoden heeft de radula een

schraapfunctie. In fossiele slakken zijn ze nog niet gevonden, mogelijk iets om naar te zoeken. Bij de ammonieten hebben ze waarschijnlijk een rol bij het slikken gespeeld opdat het voedsel maar één kant op kon gaan.

In de inleiding tot deze serie (HOMBURG, 1987) is gewezen op de aandacht van paleontologen voor recente dieren om bouw, functie en gedrag van uitgestorven diergroepen beter te kunnen duiden. In het bovenstaande hebben we gezien hoe moeizaam dit kan gaan en hoe dit soms tot een verkeerde interpretatie kan leiden. Verder blijkt uit dit artikel dat het zin kan hebben ook beschadigde exemplaren goed te bekijken en deze

niet te snel weg te werpen. Uit het inwendige zijn wellicht nieuwe gegevens te verkrijgen.

Tenslotte: dit is volgens mij het eerste artikel in het Nederlands over de nieuwere - en hopelijk wel juiste - kijk op de functie van de aptychi. Mogelijk is het een reden om Grondboor & Hamer bij anderen aan te bevelen en een nieuw lid te werpen.

DANKWOORD

De heer Th.M.G. van Kempen dank ik voor de correctie van de summary.

SUMMARY

In most textbooks on paleontology aptychus and anaptychus are described as opercula. After an outline of the different ideas on the function of anaptychus and aptychus attention is given to the coincidental findings of LEHMANN and CLOSS namely, the description of aptychus and anaptychus as lower jaws in a Jurassic ammonite and in a Lower-Carboniferous goniatite. Anaptychus is the horny primary jaw that seldom fossilize. The aptychus is a symmetric pair of secondary calcitic plate-like structures. This interpretation is confirmed by MORTON. The shovel-like anaptychus or lower jaw of the ammonites probably functioned as a tool for collecting small prey trapped while excess water was expelled by the coming together of the upper and lower jaw. Calcification of the lower jaw (aptychus) most probably served for both making the outside of the buccal mass more rigid and to change the animal's balance so that it could keep the buccal mass nearer to the bottom while feeding. The finding of radula's inside the living chamber is mentioned.

LITERATUUR

- BARNES, R.D., 1980. Invertebrate zoology. 4e druk. Saunders college, Philadelphia.
- BEURLEN, K., 1957. Die ammonitischen Nebenformen. Z.dt.geol.Ges., 108: 194-202.
- CLOSS, D., 1967. Goniatiten mit Radula und Kieferapparat in der Itararé-Formation von Uruguay. Paläont. Z., 41:19-37.
- HOLLAND, C.H., 1979. Early cephalopoda. In House 1979.
- HOMBURG, C.J., 1988. Op, om en in het fossiel 1: algemene inleiding. Grondb.&Hamer, 42: 12-14.
- HOUSE, M.R., 1979. The origin of major invertebrate groups. Academic Press, London.
- LEHMANN, U., 1966, 1967, 1970, 1972: zie LEHMANN, U., 1976
- LEHMANN, U., 1976. Ammoniten, ihr Leben und ihre Umwelt. Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart.
- LEHMANN, U., 1977. Paläontologisches Wörterbuch. 2e druk. Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart.
- MEEK, F.B. & HAYDEN, F.V., 1864. Palaeontology of the upper Missouri; invertebrates. Smithson. Contr.Knowledge 14/5:118-121.
- MEYER, H. VON, 1831. Das Genus Aptychus. Jb.Miner.etc., 2:391-402.
- MOORE, R.C., LALICKER, C.G. & FISCHER, A.G., 1952. Invertebrate fossils.McGraw Hill, N-Y.
- MOORE, R.C. (Ed.), 1957. Treatise on Invertebrate Paleontology, part L: Cephalopoda, Ammonoidea. Geol.Soc.Am. Boulder, Colorado.
- MORTON, N., 1973. The aptychi of Sonninia (Ammonitina) from the Bajocian of Scotland. Paleontology 16:195-203.
- MORTON, N. & NIXON, M., 1987. Size and function of ammonite aptychi in comparison with buccal masses of modern cephalopods. Lethaia 20:231-238.
- RÜPPEL, E. 1829. Abbildung und Beschreibung einiger neuen oder wenig gekannten Versteinerungen aus der Kalkschiefer-Formation von Solnhofen. Brönnner, Frankfurt a.Main.
- SCALIA, S. 1922. Considerazioni sulle ammoniti e sugli aptici. Riv. Ital.Paleont. 28:31-40.
- SCHINDEWOLF, O.H., 1958. Ueber Aptychen (Ammonoidea). Palaeontographica, Abt. A111, Stuttgart.
- TRAUTH, F., 1927-1936. Aptychenstudien. Ann.Nat. Mus., 41:171-259, 42:121-193, 44:329-411, 45:17-136, 47:127-145. Wien.
- ZIEGLER, B. 1983. Einführung in die Paläobiologie, Teil 2. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.
- ZITTEL, K.A., 1881-1885. Handbuch der Palaeontologie I Abt.,II Band: Mollusca und Arthropoda. Verlag R.Oldenburger, München.