

AMMONIETEN

door Dr. P.J. Hoedemaeker en
J. Stemvers-van Bommel

Wat zijn ammonieten?

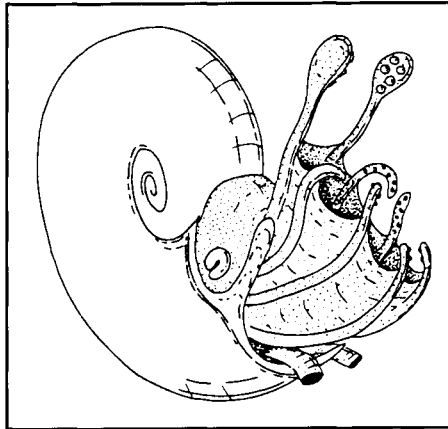
De Egyptische godheid Ammon, die werd afgebeeld als een mens met de gehoornde kop van een ram als hoofd, was de naamgever van de ammonieten. Bij Plinius de Oudere (gestorven in 79 voor Chr. bij Pompeï) worden ze *ammonis cornua* genoemd: hoorn van Ammon. In de diersystematiek horen ze thuis bij het Phylum Mollusca (weekdieren), dat in 8 klassen is onderverdeeld. Behalve klassen als Gastropoda (slakken) en Bivalvia (tweekleppige schelpen) behoort hiertoe de klasse Cephalopoda. De Ammonoidea vormen hiervan een subklasse.

De Cephalopoda hebben van de weekdieren de hoogste organisatiegraad bereikt. Ze hebben een goed ontwikkeld gezichtsvermogen, hun reactiesnelheid is groot en ze zijn zeer beweeglijk. Ze zijn de enige groep ongewervelden die actief, langdurig en min of meer snel kunnen zwemen. Daarmee zijn ze concurrenten van de vissen. De stuwkracht voor de voortbeweging wordt bij de recente Cephalopoda geleverd door de **hyponoom**, een holle, trechtervormige buis, die met het nauwe einde buiten de schelp steekt. Deze hyponoom verbreedt zich naar binnen toe en komt uit in de **mantelholte**. Dit is de ruimte tussen de romp en een omhullende huidplooi: de mantel. Via een inlaat stroomt water de mantelholte binnen en bereikt daar de kieuwen, waardoor het lichaam van zuurstof wordt voorzien. Als het dier de mantelholte samenknijpt, wordt de inlaat gesloten, de druk kan alleen door uitstroming van water via de hyponoom worden opgeheven. Zo ontstaat een stuwkracht, die een achterwaartse beweging veroorzaakt. Door de hyponoom te draaien kan het dier zijn bewegingsrichting veranderen. Deze wijze van voortbewegen werd waarschijnlijk ook door de ammonieten toegepast.

Veel cephalopoden bezitten een inktzak, waaruit zij bij dreigend gevaar een wolk inkt kunnen uitstoten. Een inktzak is ook bij ammonieten aangetoond.

Sommige cephalopoden worden zeer groot. De kalmare kan, de armen niet meegerekend, 16 - 22 m lang worden; de octopus kan 25 - 30 m bereiken (inclusief zijn armen). Een Nautiloïde uit het Ordovicium had een rechte schaal van 10 m lang; de schaal van een ammoniet uit het Krijt, *Parapuzosia seppenradensis*, had een doorsnede van 2½ meter.

Zoals gezegd, zijn de ammonieten een subklasse van de klasse der Cephalopoda. Hun "klassegenoten" vallen in vier andere subklassen, zodat de groep als volgt is samengesteld:



Een ammoniet met een membraan tussen de armen; de twee tentakelarmen zijn lang en worden door de oren gesteund. Deze reconstructie heeft plausible trekken, zij het dat het aantal armen mogelijk tien was. Naar Ziegler, 1983

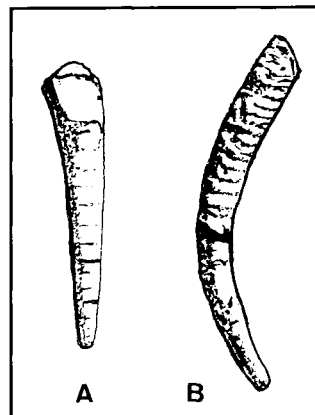
1. Endoceratoidea,
2. Actinoceratoidea,
3. Nautiloidea,
4. Ammonoidea,
5. Coleoidea.

De vier eerstgenoemde subklassen hebben ofwel een uitwendige schaal, of geen schaal, het zijn **Ectocochlia**. De Coleoidea hebben een inwendige schaal, het zijn **Endocochlia**.

De subklassen 1 - 3 vormen samen de Nautiloidea s.l. (sensu lato: in ruimere zin). Van subklasse 3 is nog één geslacht in leven: *Nautilus*; deze is in het bezit van vier kieuwen en is daarmee een **Tetrabranchiaat**.

De Coleoidea worden onderverdeeld in Decapoda en Octopoda, met respectievelijk tien en acht armen. De bekendste Decapoda zijn de uitgestorven belemnieten en de recente inktvissen, zoals de pijlintvis (*Loligo*) en *Sepia* (de zeekat of gewone inktvis, die het meerschuijm levert). Tot de Octopoda behoren de octopus (waaronder de kraak en *Argonauta*, de papierboot) en de serpula. De Coleoidea hebben allemaal twee kieuwen, ze worden daarom **Dibranchiaten** genoemd.

Er zijn aanwijzingen, dat ook de uitgestorven ammonieten twee kieuwen hadden. In dat geval zijn deze de enige ectocochleate Dibranchiaten.



De subklasse Ammonoidea wordt verder opgesplitst in 6 orden: Anarcestida, Clymeniida, Goniatiitida, Prolecanitida, Ceratitida, Ammonitida.

Afb. 1. De oudste ammonieten: Bactrites, ?Siluur - Perm, en Cyrtobactrites, Onder-Devoon. Afgebeeld zijn Bactrites subconicus, 18 mm, M.-Devoon, Dld. en Cyrtobactrites sinnatus, 33 mm, O.-Devoon, Dld.

Suborden van de uitgebreide groep van de Ammonitida zijn Phylloceratina, Lytoceratina, Ammonitina en Ancyloceratina.

Tegenwoordig worden de Bacriten als de primitiefste vertegenwoordigers van de Ammonoidea beschouwd; ze zijn bij de Anarcestida ondergebracht. De Bacriten stammen rechtstreeks af van Nautiloidea met een rechte schaal, de Orthoceratida. Ook *Bacrites* heeft een rechte schaal, zie afb. 1.

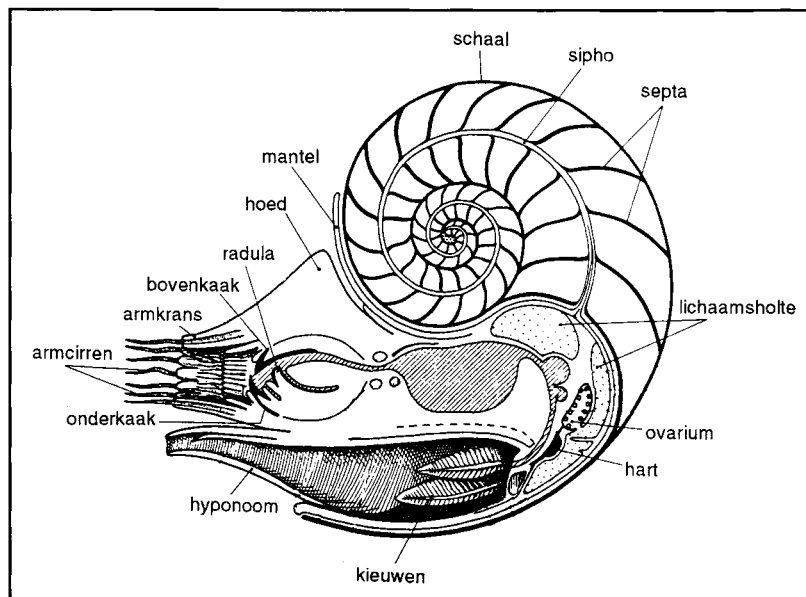
Ammonieten zijn ontstaan aan het begin van de Devoonperiode (ongeveer 400 miljoen jaar geleden). Aan het eind van het Krijt, zo'n 65 Ma geleden, stierven ze uit. Hun geschiedenis in deze ruim 300 Ma was veelbewogen, enkele malen hing hun bestaan aan een dunne evolutiedraad. Aan het einde van de Devoonperiode doorstond slechts één soort de toenmalige massa-extinctie.

Na een betrekkelijke bloei in Carboon en Perm volgde aan het eind van het Perm weer een diepe depressie. De daaropvolgende Trias-periode gaf een ware explosie van nieuwe vormen te zien, maar aan het eind van de Trias waren al deze soorten opnieuw op een enkele na weer verdwenen.

In de loop van het Mesozoïcum: Jura en Krijt, kwamen ze nogmaals tot een enorme ontplooiing, qua aantallen en vormenrijkdom. Het definitieve einde kwam voor hen aan de grens van het Krijt en het Tertiair. Zie afb. 28.

De ammonieten uit het Paleozoïcum: Devoon, Carboon, Perm, hebben een minder geavanceerde bouw dan hun opvolgers in het Mesozoïcum: Trias, Jura en Krijt. Er is dan ook een duidelijke tweedeling in Paleozoïsche en Mesozoïsche ammonieten. Wij zullen ons voornamelijk bezighouden met de laatste groep.

Voor het Mesozoïcum zijn de ammonieten nog steeds de belangrijkste tijdaanwijzende fossielen: de Mesozoïsche etages worden met behulp van ammonieten gedefinieerd. Binnen deze etages is de stratigrafische resolutie met behulp van ammonieten nog steeds de fijnste. Wel dreigen de ammonieten door de microscopisch kleine Dinoflagellaten te worden geëvenaard: deze zijn tegenwoordig geduchte concurrenten geworden.



Ammonieten zijn nog steeds **de gidsfossielen** bij uitstek, omdat ze als **nekton** een vrijzwemmend leven hadden, een grote verspreiding hadden en een zeer snelle evolutie hebben doorgemaakt.

Naoorlogse onderzoeken hebben echter wel beperkingen van deze gids-kwaliteiten aangetoond. Hierover kunt u meer lezen in het hoofdstuk "Ammonieten en stratigrafie". Niettemin zijn de ammonieten in staat de stratigrafie op te splitsen in zo klein mogelijke eenheden, van ongeveer 100.000 jaar. Omdat bij de beschrijving van de aardlagen de levenswijze van de diergroepen die in de afzettingen voorkomen zwaar meetelt, zou men zeer gebaat zijn als van deze levenswijze meer bekend was. Het ligt voor de hand om een vergelijking te maken met de levenswijze van de enige ectocochliate cephalopode die nog bestaat: de *Nautilus* ("schipper", of "zeeman"). Deze heeft een woongebied in het westen van de Pacific; de lege schaal drijft na de dood van het dier met de zeestromingen mee en spoelt aan op de kusten van o.a. de Filippijnen, Maleisië, e.o. Maar zoals we straks zullen zien zijn ammonieten zeer nauw verwant aan de huidige inktvissen, die een heel andere levenswijze hebben. Door na te gaan waarin de schalen van ammonieten en nautilussen verschillen, tracht men af te leiden wat de verschillen in levenswijze geweest kunnen zijn. Daarom zullen we de bouw van *Nautilus* wat beter bekijken en deze vergelijken met een ammoniet.

De bouw van *Nautilus pompilius* (afb. 2)

Zowel bij *Nautilus* als de ammonieten is er een uitwendige schaal, die gewoonlijk in een vlakke spiraal is gewonden, zoals een horlogeveer. De schaal bestaat uit een **woonkamer** en een gekamerd gedeelte: de **phragmocoon**. In de phragmocoon bevinden zich op gezette afstanden tussenschotten: de **septa**, deze scheiden de **luchtkamers**. De septa hebben een holle vorm en staan naar voren. De septa worden doorboord door de **sipho**, een holle, vlezige buis, die bij *Nautilus* door het midden van de septa loopt. Bij de doorboorde plaatsen zitten buisvormige **siphokragen** ter versteviging; deze zijn naar achteren gericht.

De verbindingslijn van de septa tegen de binnenzijde van de buitenwand noemt men de **sutuurlijn**.

De schelp is stevig en wordt uitgescheiden door de buitenzijde van de mantel en groeit, doordat hij aan de voorkant wordt verlengd. In het achterste deel van de woonkamer wordt dan een nieuw septum gevormd. Door de siphon blijft de verbinding met de afgesloten kamers in stand; de siphon reikt terug tot in de eerste kamer: de embryonaalkamer of **protoconch**. De niet bewoonde kamers zijn gevuld met vloeistof en gas met een hoger stikstofgehalte dan dat van de atmosfeer. Door deze combinatie wordt het gewicht van de zware schelp en het lichaam geneutraliseerd en kan het dier zich in het water zwevende houden.

Afb. 2. Doorsnede van de recente *Nautilus pompilius*, met weke delen (naar Naef).

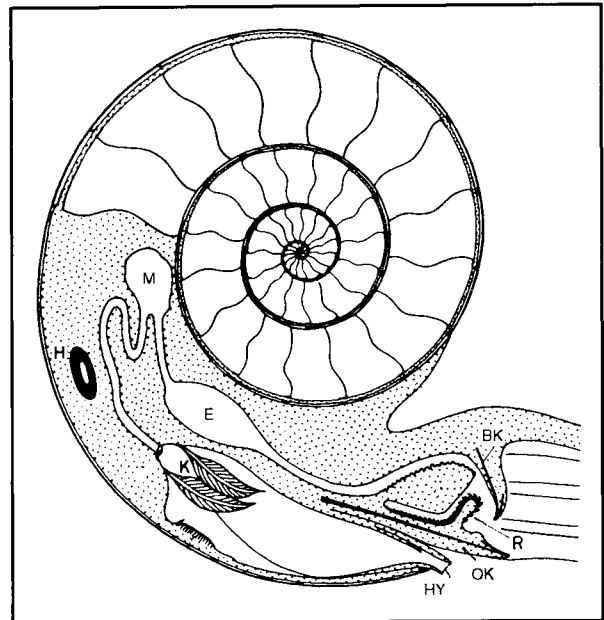
De bouw van een ammoniet (afb. 3)

Ook complete ammonietenschalen hebben een phragmocon en een woonkamer. De schalen zijn dunner dan die van *Nautilus*. De woonkamer is langer, het ammonietendier zal dan ook langgerechter zijn geweest. De phragmocon heeft ook bij ammonieten kamers en septa waar een siphon doorheen loopt; de siphon is echter veel dunner dan bij *Nautilus*. Bij alle Mesozoïsche ammonieten ligt de siphon aan de **ventrale zijde**. De ventrale zijde (buikzijde) is de "buitenbocht" van de schaal. De "binnenbocht" noemt men de **dorsale zijde** (rugzijde).

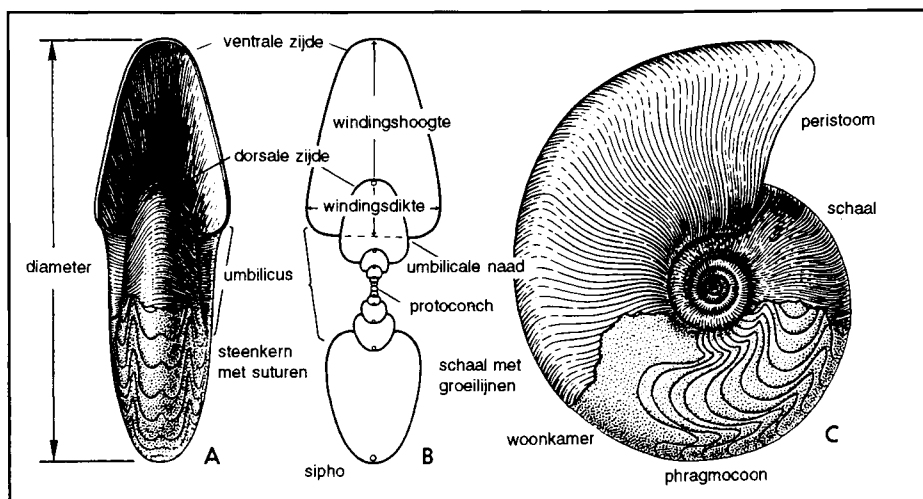
De septa staan naar voren en zijn bol; de buisvormige kragen zijn eveneens naar voren gericht.

Meestal is de ammonietenschaal planispiraal: een vlakke spiraal, als bij *Nautilus*. Afb. 4. Maar ook ontrolde en grotendeels rechte vormen komen voor, soms ook ruimte-spiralen, zoals bij een slakkehuis. Deze heteromorfe afwijkingen kwamen vooral in het Krijt voor. Zij zullen een goede aanpassing aan bepaalde levenswijzen zijn geweest.

De schalen kunnen **evoluut** of **involuut** zijn. Bij de evolutive vormen ligt de jongste winding maar weinig over de vorige. Alle windingen zijn dan goed zichtbaar. Het zichtbare deel van de oudere windingen heet de **navel** of



Afb. 3. Doorsnede van een ammoniet, met de vermoedelijke ligging van enkele weke delen, de kaken en de radula (naar Lehmann, 1987). BK = bovenkaak, E = esophagus (voormaag), H = hart, HY = hyponoom, K = kieuwen, M = maag, OK = onderkaak, R = radula.

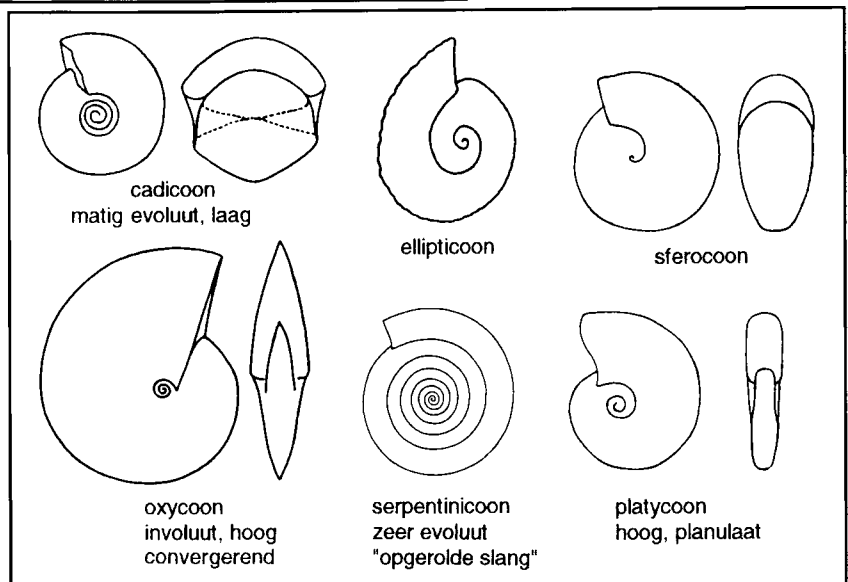


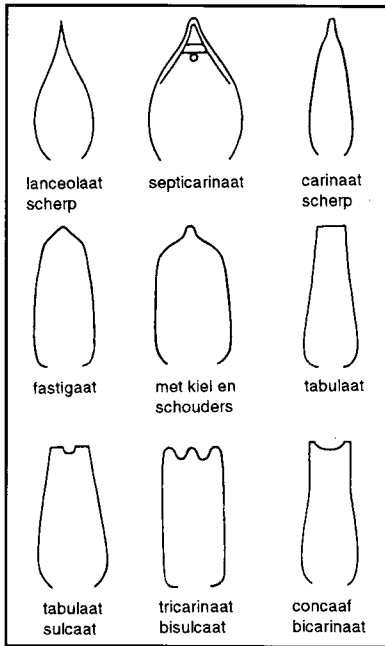
Afb. 4. De schaal van een ammoniet: *Manticoceras*. A. ventraal gezien, B. in doorsnede, C. lateraal.

Bij het opmeten van ammonieten zijn vier afmetingen belangrijk: de diameter (D), windingshoogte (Wh), breedte van de umbilicus (U) en windingsdikte (Wd), die over de grootste dikte gemeten wordt. De verhouding $D / Wh / U / Wd$ is per soort constant, hooguit wijkt het jeugd stadium iets af. Verschillen de verhoudingen, dan gaat het om verschillende soorten.

umbilicus. Deze is bij evolute schalen breed, in tegenstelling tot de umbilicus van involute schalen. Bij een involute schaal overlapt de laatste winding de vorige voor het grootste deel. De oudere windingen zijn slechts voor een klein deel zichtbaar: de umbilicus is nauw. Afb. 5.

Afb. 5. Typen van windingen bij ammonietenschalen:
 evoluu: latere winding omgrijpt de vorige niet of weinig - er is een wijde navel;
 involuu: latere winding omgrijpt de vorige aanzienlijk - er is een nauwe navel;
 convergerend: met windingszijden die schuin naar elkaar toelopen, waardoor er een scherpe ventrale zijde is;
 planulaat: tamelijk evoluu, ongeveer evenwijdige windingszijden, waardoor brede, vaak ronde ventrale zijde.





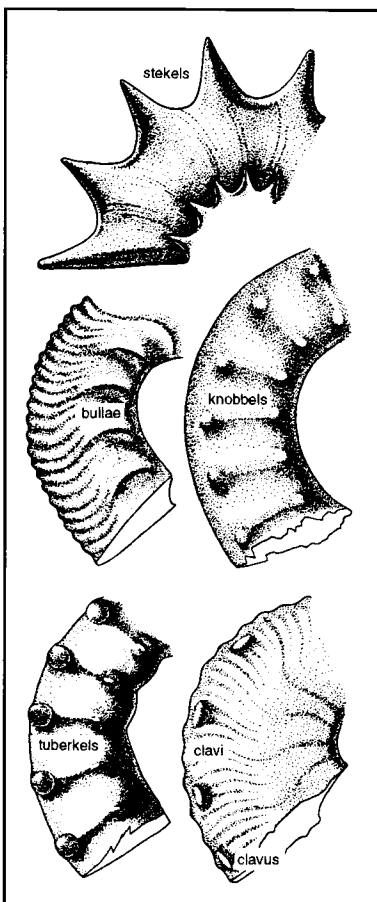
Afb. 6. Typen van windingsdoorsneden en ventrale zijden bij ammonietenschalen: lanceolaat: lansvormig; septicinaat: met sifho onder een "holle kiel"; carinaat: met een kiel, d.i. een rug, die in de lengte over de ventrale zijde loopt; fastigaat: met dakvormige ventrale zijde, hoekig, maar niet gekield; tabulaat: afgeplat; sulcaat: met een lengtegroef (sulcus) op de ventrale zijde; tricarinaat: met drie kielen; bisulcaat: met twee lengtegroeven; concaaf: hol; bicarinaat: met twee kielen.

De windingen kunnen hoog of laag zijn ten opzichte van de breedte. Zijn ze hoog en plat, dan zijn het **platycone** ammonieten. Bij **oxycone** ammonieten zijn de windingen plat en extern toegescherpt. Ammonieten, waarbij de windingen breder zijn dan hoog, noemt men **cadicoon**. Zijn de ammonieten bolronde, dan zijn ze **sferocoon**, zie afb. 5.

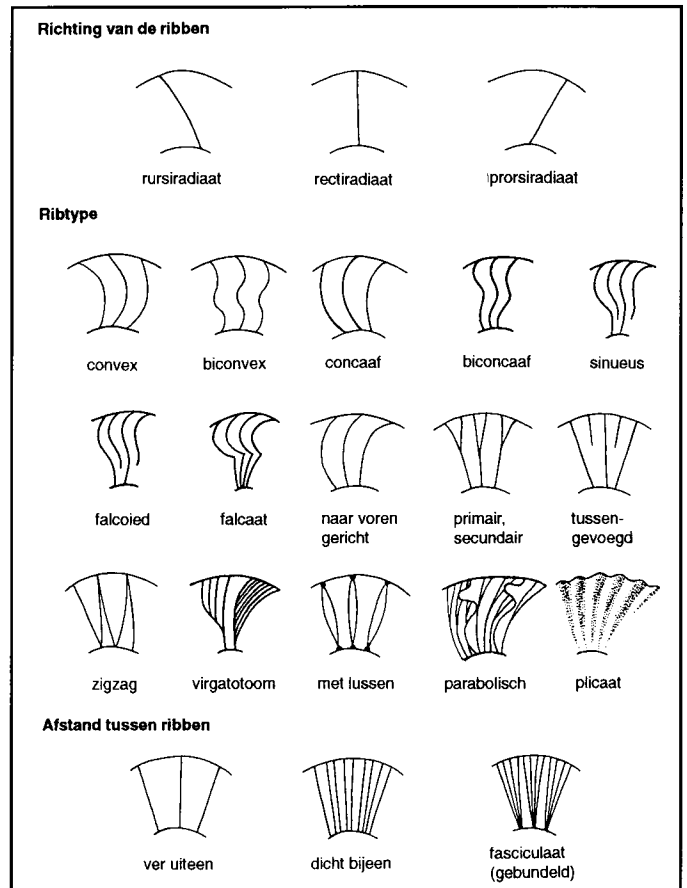
De ventrale zijde kan rond, afgeplat of spits zijn, of is voorzien van een doorlopende verhoogde richel, een **kiel**.

Ook komt het voor dat de ventrale zijde voorzien is van een groef: een **sulcus**. Soms zijn er zelfs twee groeven, ertussen zit dan een kiel. De vorm van de ventrale zijde is een van de belangrijkste determinatiekenmerken. Afb. 6.

De woonkamer bij ammonieten bestaat meestal een halve winding of



Afb. 8. Typen van uitsteeksels op ammonietenschalen: 1. stekel; 2. bulla (mv. bullae): radiaal verlengde tuberkel; 3. knobbel: stompe of vormeloze tuberkel; 4. tuberkel: uitsteeksel op schaal of steenkern; 5. clavi (mv. clavi): tuberkel die in de windingsrichting verlengd is.



Afb. 7. Typen van beribbing op ammonietenschalen.

Richting van de ribben:

rursiradiaat: naar achteren gericht; rectiradiaat: radiaal, met rechte hoek vanaf umbilicus; prorsiradiaat: naar voren gericht.

Ribtype:

convex: bolle boog naar voren, richting apertuur; biconvex: met twee bolle bogen; concaaf: holle boog naar de kant van de apertuur; biconcaaf: met twee holle bogen; sinueus: bochtig; falcoied: bijna sikkelvormig; falcaat: sikkelvormig; virgatotoom: als bij Virgatites; parabolisch: van eerdere groeipauze overgebleven structuur; plicaat: met vage, grove radiale plooiën.

iets meer, soms echter is deze wel 1½ winding lang. Aangenomen wordt, dat de woonkamer evenals bij *Nautilus* onder de phragmocoen lag. Het dier hing als het ware aan een luchtbel op zijn rug. Het open einde van de schaal: de **apertuur**, wees recht naar voren. Bij gave, volgroeide exemplaren heeft de apertuur aan iedere zijkant soms een langwerpig, naar voren gericht uitsteeksel: de **oren**. Het schaaloppervlak is bij sommige ammonieten glad en alleen van **groeilijnen** voorzien. Deze markeren de plaats van vroegere aperturen. Vaker komen "versieringen" van het schaaloppervlak voor, zoals **ribben**, die enkelvoudig of gevorkt kunnen zijn, dicht bij elkaar of juist ver van elkaar kunnen staan en al of niet over de ventrale zijde kunnen doorlopen. Er bestaat een enorme verscheidenheid aan beribbingstypen, de meeste zijn terug te vinden in afb. 7. Het aantal mogelijkheden tot versiering wordt nog vergroot doordat er **knobbels** aanwezig kunnen zijn, die ventro-lateraal (zijdelings van de ventrale zijde), maar ook op andere plaatsen van de winding kunnen staan. Bij de knobbels kunnen **bullae**, **nodi**, **tuberkels** en **clavi** worden onderscheiden. Ook **stekels** komen voor; deze waren doorgaans hol en zijn dan ook meestal afgebroken. Afb. 8

laat enkele toepassingen zien. De uitwendige structuren hebben geen relatie met de inwendige kameropbouw. Ribben en knobbels zijn belangrijk bij het determineren.

Een belangrijk kenmerk kan ook de **sutuurlijn** zijn. Deze is de lijn waarlangs het septum de binnenkant van de schaal raakt. Hij is zichtbaar bij exemplaren waar de schaal zelf verdwenen is. De sutuurlijnen hebben bij ammonieten, anders dan bij *Nautilus*, doorgaans een sterk gegolfd of zelfs intens verplooid verloop. Een sutuur wordt in projectie getekend, met de ventrale zijde in het midden en de dorsale zijde als einden van de lijn. Meestal wordt maar de helft weergegeven, omdat de andere helft het spiegelbeeld is (enkele uitzonderingen daargelaten!). Op de plaats waar een sutuur door de volgende winding wordt geraakt, plaatst men een verticaal lijntje, om deze **umbilicale naad** te markeren.

De sutuur bestaat uit naar voren gerichte bochten, die men **zadels** noemt, en naar achteren gerichte, die **lobben** heten. De eerste lobben en zadels zijn het grootst, verder van de ventrale zijde af worden ze kleiner. Zowel zadels als lobben kunnen in zichzelf verplooid zijn in zadels en lobben van de tweede orde, en deze in nog kleinere eenheden, tot verplooiingen van de vierde orde toe. De zadels zijn daarbij verplooid in **foliolen** (blaadjes), de lobben in **lobules** (lobjes). Afb. 9.

Er zijn drie belangrijke sutuurtypen: de goniatische, de ceratitische en de ammonitische sutuur. Bij de ammonieten uit het Paleozoïcum overheerste de goniatische sutuur; in de Trias waren er vooral soorten met een ceratitische sutuur, in Jura en Krijt met een ammonitische (afb. 10). In het Boven-Krijt werden door sommige ammonieten opnieuw ceratitische suturen gevormd. Zie afb. J - 9.

Hoe functioneerde de ammoniet?

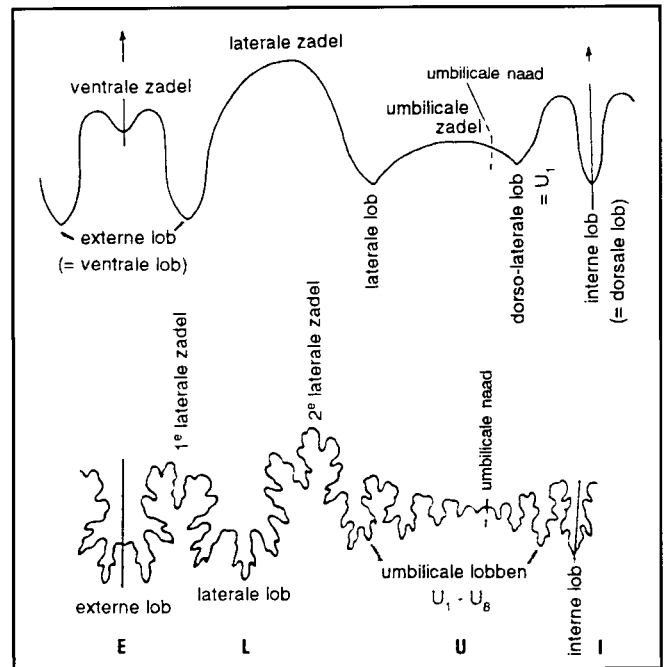
Nautilus is zeer nauwkeurig bestudeerd. Via zijn oplossingen van problemen met het leefmilieu verwacht men aan de weet te komen hoe zijn uitgestorven verwanten, de ammonieten, op hun leefmilieu hebben gereageerd.

Achtereenvolgens zullen we bekijken:

de functie van de **sipho**, de **septa**, de **woonkamer**, de **schaal**, de **ribben**, de **stekels**, de **oren** en van het **ventrale uitsteeksel**.

De functie van de sipho

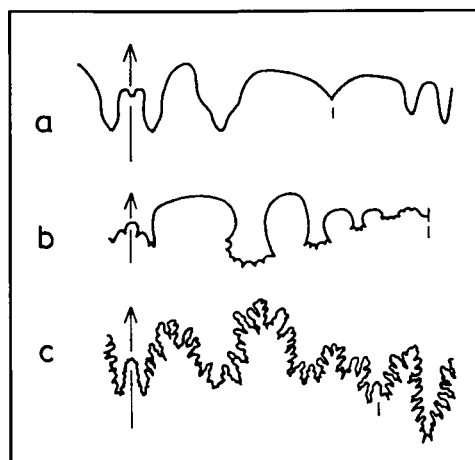
Als *Nautilus* groeit wordt hij zwaarder, waardoor hij niet meer zo gemakkelijk in het water zweeft. Hij lost dit op door dan een nieuwe luchtkamer te maken, die snel met lucht moet worden gevuld. Via de sipho wordt er water uit de kamers gepompt dat door lucht wordt vervangen. Hierdoor wordt weer een hydrostatisch evenwicht bereikt. Het in de kamers aanwezige water bestaat voornamelijk - hoe zou het



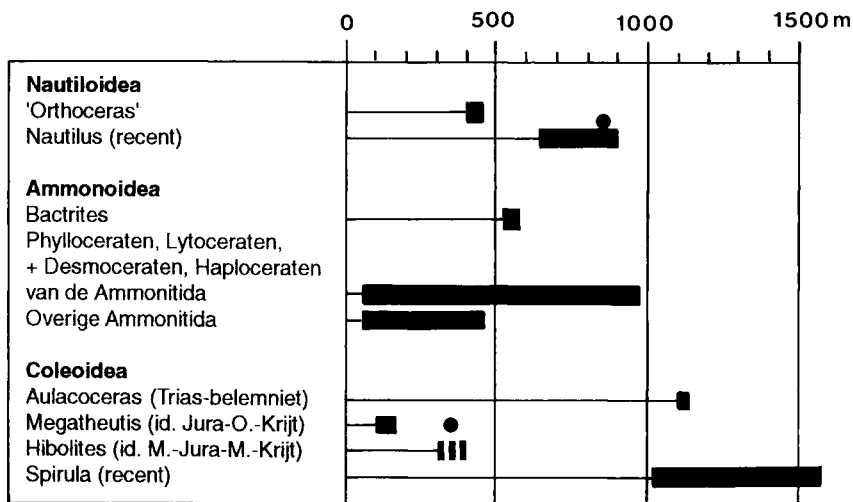
Afb. 9. De onderdelen van de sutuurlijn. Boven: Manticoceras uit het Boven-Devoon, met goniatische sutuur. De pijl links is naar de apertuur gericht en komt overeen met de middellijn van de ventrale zijde. De loodrechte lijn rechts is de middellijn aan de dorsale zijde. Er is dus een halve sutuurlijn getekend, de andere helft is het spiegelbeeld. De stippellijn geeft de plaats aan waar de opeenvolgende windingen elkaar overlappen: de **umbilicale naad** (zie afb. 4). Deze scheidt de externe en interne delen van de sutuur. Bij *Manticoceras* is van de umbilicale lobben alleen U_1 ontwikkeld. Onder: de ammonitische sutuur van *Haploceras grasianum* uit het Valanginien (Onder-Krijt); deze heeft een groot aantal umbilicale lobben. E = externe lob; L = laterale lob; U = umbilicale lob; I = interne lob. Bij het vergelijken van suturen wordt doorgaans de **laterale lob** gebruikt.

anders - uit een NaCl-oplossing; deze oplossing heeft echter een hoge concentratie. De uitwisseling van vloeistof tussen kamers en **haemocoel** (het bloed) wordt geregeld door het epitheel van de sipho. Dit fungeert als

een semipermeabele wand, d.w.z. kan alleen vloeistof en zoutionen in één richting doorlaten. De cellen van het epitheel lijken sterk op niercellen en zijn in staat actief Na^+ - en Cl^- -ionen te transporteren, waardoor het zoutgehalte van de kamervloeistof daalt. De kamervloeistof wordt minder zout dan het bloed, waardoor de zoutarme vloeistof door osmose in het bloed kan worden opgenomen. De druk van het bloed is echter gelijk aan de hydrostatische druk van de omgeving, die op de 400 - 600 meter diepte waarin *Nautilus* leeft 30 - 45 atm. bedraagt! De druk van de kamervloeistof is slechts 0,4 atm. (sepia, spirula, nautilus). De osmotische druk moet dit drukverschil overbruggen. Dit kan alleen als het verschil in zoutgehalte aan weerszijden hoog genoeg is: 20% of hoger. Daarom



Afb. 10. De drie sutuurtypen: a. goniatische sutuur (voornamelijk Paleozoïsch); b. ceratitische sutuur (vnl. Trias); c. ammonitische sutuur (vnl. Mesozoïsch). In het Boven-Krijt kwamen opnieuw ceratitische sutuurlijnen voor, zoals de als J - 9 afgebeelde *Tissotia*.



Afb. 11. Geschatte implosiediepte voor *Cephalopodes*schalen, berekend aan de drukresistentie van de laatste septen. Bij enkele vormen is de berekende drukweerstand van de siphos aangegeven met een stip. De meeste fossiele *Cephalopoden* hadden een betrekkelijk zwakke schaal en leefden in ondiepe shelfzeeën. De recente overlevenden: *Nautilus* en *Sepia*, hebben de diepe zee als hun domein. (Gewijzigd naar Westermann, 1973)

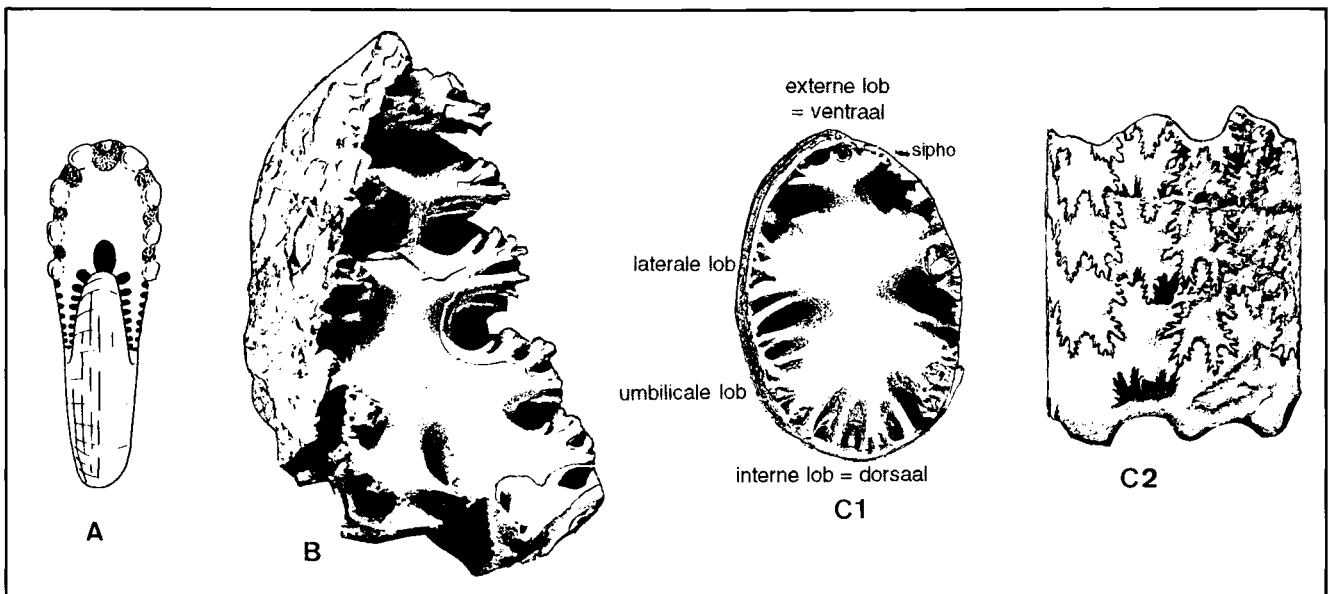
preservabel? Het is zelfs mogelijk dat deze laatste kamers nog met vloeistof waren gevuld.

Aan de hand van de wanddikte van de siphobuis zijn berekeningen gemaakt over de diepte die fossiele nautilussen

en ammonieten kunnen bereiken. De recente *Nautilus* kan met zijn siphowanddikte van 12 - 13% tot 600 meter diepte afdalen. In vergelijking hiermee zouden volgens Westermann *Lytoceraten* en *Phylloceraten* (die waarschijnlijk bewoners van de open zee waren) tot 1000 meter diepte kunnen afdalen. De meeste andere ammonieten zouden niet meer dan 400 meter kunnen halen, met een voorkeur voor 100 - 300 meter. Afb. 11.

moet het zoutgehalte van de kamer zakken tot 20% van dat van zeewater; dit doen de "nier-cellen". De stevige siphos van *Nautilus* wordt omringd door een poreuze kalkscheide, die werkt als een lont. De hoornige buis zelf wordt tegelijk met een septakraag aangelegd. De dikte van de hoornige buis ten opzichte van de diameter van deze buis is een maat voor de sterkte van de buis tegen de hydrostatische druk. Het zakken van het zoutgehalte moet snel gaan, omdat bij de aanleg van een nieuwe luchtkamer het overschot aan opwaartse druk gering is. Bij ammonieten daarentegen is geen kalkscheide aangevoerd, wel een bekleding van de septa en blaasvormige structuren van niet-kalkig organisch materiaal. De siphos, die veel dunner is dan bij *Nautilus*, werd later aangelegd dan de septakraag. Het kan zijn dat het leegmaken van de laatste kamer vertraagd gebeurde. Bij sommige ammonieten ontbreekt inderdaad de siphos in enkele laatstgevormde kamers. Is dit een kwestie van preservatie (fossilisatie) of was de siphos daar werkelijk nog niet volgroeid en niet

Er bestaat een algemene misvatting, dat *Nautilus* zijn diepte in de zee varieert door water in en uit zijn kamers te pompen. Recente experimenten hebben aangetoond, dat deze passieve verticale migratie maar een uiterst langzaam proces is en dat *Nautilus* bijvoorbeeld in een aquarium vele uren nodig heeft om zich aan veranderde hydrostatische omstandigheden aan te passen. Bekend is de hoeveelheid vloeistof die per uur kan worden weggepompt, deze geeft een indicatie voor de snelheid van stijgen. Bij proeven bleek dat de snelheid 3 cm/sec was:



Afb. 12. A. Blik op septaal oppervlak met onzichtbare, naar achteren gerichte lobben (zwart en gestippeld) en naar voren gerichte zadels van een *Phylloceras* uit Jura/Onder-Krijt; diameter 9 cm. B. Septaal oppervlak van *Platylenticeras* (Campanien), 5 cm hoog, dat naar de schaal toe sterk verplooid is. De verplooiing verplakt naar het centrum van het septumoppervlak toe.

C1. Septaal oppervlak van een *Baculites* uit het Onder-Maastrichtien. Ook hier dichtbij de schaal een hoge en diepe verplooiing van het septum, dat naar het midden toe glad verloopt. Bovenaan de doorgang voor de siphos. Windingshoogte 2,5 cm. C2. Een fragment van *Baculites* een heteromorf. (B. en C. naar Kennedy en Cobban, 1976)



I



II



III



IV

na een uur was het dier 100 m gestegen. Voor 600 m passief stijgen heeft *Nautilus* gemiddeld 8 uur nodig. Actief zwemmend kan hij het heel wat vlugger: in 7 minuten kan hij dan 100 m omhoog! Weliswaar kan het passieve waterpomp-systeem worden ingezet om aanpassing op lange termijn mogelijk te maken, de dagelijkse migratie - *Nautilus* varieert de diepte van zijn leefmilieu tussen 600 m overdag en dicht bij zeeniveau 's nachts - legt hij beter zwemmend af.

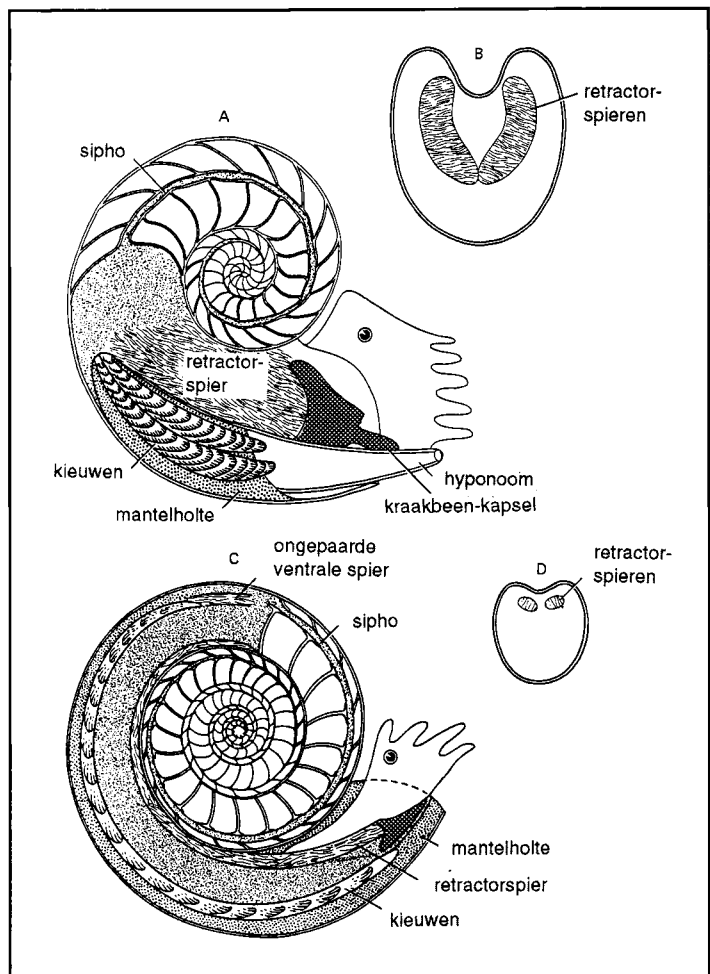
De vertaling van deze gegevens naar de mogelijkheden van ammonieten is een speculatieve bezigheid, zoals we later nog zullen zien (pag. 116). Wel komt de structuur van de phragmocoen (het gekamerde deel van de schaal) treffend overeen met die van *Nautilus*. Er is dan ook geen reden om aan te nemen dat ammonieten met hun siphonaal systeem tot iets in staat waren wat *Nautilus* niet kan: snel stijgen en dalen. Sommige onderzoekers menen, dat speciaal de planktonische vormen wel zwemmend in staat waren tot snelle verticale migratie.

De functie van het septum

In de eerste plaats dienen de septa als afscheiding van de luchtkamers.

Bij nautiloiden is de vorm van de septa mechanisch geanalyseerd en daarbij bleek, dat een tweede functie is het opvangen van de frontale druk, die door het water via de apertuur op het lichaam wordt uitgeoefend. De septa van de recente *Nautilus* zijn niet geconstrueerd om zijdelingse druk op te vangen. Zij dragen dan ook niet wezenlijk bij tot versterking van de schaal tegen implosie: het inklappen van de schaal door de omringende druk.

Hoe is de situatie bij ammonieten? Het septum, dat gevormd wordt als tussenschot in het achterste deel van de woonkamer, heeft een licht gebogen, glad oppervlak, afb. 12. Waar het septum de binnenkant van de schaal raakt is het sterk geplooid. De analyse van de mechanische eigenschappen van ammonieten-septa heeft duidelijk gemaakt, dat zij de **ideale vorm van gewelf-ondersteuning** zeer dicht benaderen. Zij waren dus wél in staat om zijdelingse druk op te vangen. Behalve dat ammonieten waren toegerust om de frontale druk te weerstaan, moeten hun septa in staat zijn geweest als spanten van



Afb. 13. Vereenvoudigde anatomie en musculatuur van *Nautilus*, in overlangse doorsnede (A) en dwarsdoorsnede (B), vergeleken met een hypothetische weergave van een ammoniet (C en D). Naar Mutvei en Reymont. De ligging annex relatief geringe grootte van de samentrekkende spieren en de vorm van de mantelholte zouden bij ammonieten een krachtige wateruitstoot via een hyponoom verhinderen, waardoor snelle voortbeweging uitgesloten was.

een schip de dunne schaalwand voor implosie te vrijwaren. Binnen de genetisch beperkte mogelijkheden is de vorm van de septa bij ammonieten het best bereikbare bouwsel tegen implosie van voren en van opzij. Zie de röntgenfoto op de achterflap van het omslag.

Nautilus heeft geen ingewikkeld geplooid suturen nodig; de schaalwand is dik en sterk gebogen, zoals een romaanse kerkboog.

Bij ammonieten daarentegen bleken grote afwijkingen van het ronde / ovale / eivormige grondpatroon van de schaalvorm mogelijk, zoals extreem hoge en platte vormen. Dat ze van deze mogelijkheden een dankbaar en inventief gebruik hebben gemaakt bewijst afb. 5. Bij rechte of losgewonden vormen functioneerde een 4- of 6-stralige bouw van het septum mechanisch gezien het best. Afb. 12 C vertoont een 6-stralige bouw.

De algemene regel is: de septa van nautiloiden staan bol naar achteren, zo kunnen ze het best de frontale waterdruk weerstaan. De septa van ammonoiden staan bol naar voren; hierop bestaan echter uitzonderingen.

Bij de kleurenfoto's

I. *Pleuroceras spinatum*; Boven-Pliensbachien (Lias δ), Jura; Heiningen, Württemberg, BRD. Afm. 70 x 58 x 24 mm. Collectie Nationaal Natuurhistorisch Museum, Leiden, nr. 1540.

II. *Dactyloceras commune*; Onder-Toarcien, Lias, Jura; Whitby, Yorkshire, GB. Afm. 80 x 73 x 18 mm. Collectie NNM Leiden, St 19305.

III. *Hildoceras bifrons* (met complete peristoom); Onder-Toarcien, Lias, Jura; Whitby, Yorkshire, GB. Afm. 65 x 55 x 18 mm. Collectie NNM Leiden, nr. 2744.

IV. *Macrocephalites macrocephalus*; Onder-Callovien, Dogger, Jura; Staffelstein, Franken, BRD. Afm. 58 x 45 x 26 mm. Collectie NNM Leiden, nr. 7157.

De functie van de woonkamer

De woonkamer was de verblijfplaats en de omhulling van de weke delen van het dier. De woonkamer is bij ammonieten in verhouding altijd langer dan bij nautiloiden; het ammonietenlichaam was min of meer **wormvormig**. Zoals bij alle mollusken met een uitwendige schaal wordt het weke lichaam van het dier aan de schaal vastgehecht door middel van spieren. Op de binnenkant van de schaal zijn bij de meeste mollusken dan ook spieraanhechtingsplaatsen te zien. Bij *Nautilus* zitten die in het achterste deel van de woonkamer. Ten eerste is er een paar van dorso-lateraal (aan weerszijden van het rugmidden) liggende aanhechtingsplaatsen van de retractor-spieren. Deze spieren, die de terugtrekking regelen, vormen het dak van de mantelholte, zoals afb. 13 laat zien. In de tweede plaats is er lateraal en ventraal een ringvormige band van 1 - 1,5 cm breed: de **annulus**, waaraan door middel van het zg. **periproct** de ingewandzak is vastgehecht.

De gepaarde retractorspieren bij *Nautilus*, die dorsaal tegen de mantelholte aanliggen, zorgen ervoor dat water met kracht uit de mantelholte wordt geperst. Dit gebeurt via de **hyponoom**, een gespierd slurfje. Door de stand van de hyponoom te variëren kan *Nautilus* een gerichte straal produceren, door middel van het principe van een raket; door de tegendruk wordt er een **achterwaartse** beweging veroorzaakt.

In de schaal is aan de ventrale zijde een uitbocht: de **hyponomale sinus**, die ruimte biedt aan de slurf. De hyponoom van *Nautilus* is het morfologische equivalent van de voet bij de slak.

Bij ammonieten zijn drie soorten spieraanhechtingen onderkend:

1. **dorsaal**, dicht bij de rand van de navel, is een gepaarde aanhechtingsplaats gevonden. Deze moet van de retractor-spier geweest zijn, gezien zijn dorsale ligging en het feit dat hij gepaard is;
2. in enkele gevallen is een op een annulus lijkende structuur gevonden;
3. **ventraal**, dicht bij de uitmonding van de siphon. Hier bevindt zich soms een ongepaarde, halvemaaanvormige spieraanhechting. Deze kan ofwel de aanhechtingsplaats van de siphon zijn, of de retractor-spier van de kieuwen. In het laatste geval is hij te vergelijken met de kieuwretractor-spier bij dibranchiate cephalopoden.

Wat de situatie bij ammonieten betreft is de algemene mening, dat de exteem dorsale ligging en de lengte van de retractor-spieren niet erg geschikt zijn om de langgerekte mantelholte zodanig te verkleinen, dat een krachtige uitstoot van water kan worden geproduceerd, behalve misschien bij involute schalen. Bovendien ontbreekt bij het merendeel van de ammonieten een hyponomale sinus. Vele ammonieten hebben juist een **verlengde** ventrale mondrand in plaats van een inbocht. Niettemin zijn alle onderzoekers het erover eens, dat ook de ammonieten zich volgens het raket-principe moeten hebben voortbewogen. Mogelijk deden ze dit met een hyponoom die minder was ontwikkeld dan bij *Nautilus*, of hadden ze een **gepaarde** uitstroom-opening aan weerszijden van het ventrale uitsteeksel. De nauwe verwantschap van ammonieten met de recente tienarmige inktvissen zou kunnen betekenen, dat de ammonieten de mantelholte op ver-

gelijkbare wijze samentrokken, d.w.z. met **ringsspieren**, die bij *Nautilus* ontbreken. Dit is een zeer plausible aanname. Al met al zouden ammonieten een zwemsnelheid hebben gehad, die vergelijkbaar is met die van *Nautilus*.

In de ammonieten-woonkamer bevonden zich de weke delen; hiervan is bar weinig bekend. Zo weet men niets met zekerheid over het aantal armen. Lehmann concludeert uit zeer dubieuze structuren in de Solnhofen-kalksteen dat er 8 of 10 armen moeten zijn geweest. Is hier de wens de vader van de gedachte? *Orthoceras*, de rechtstreekse voorouder van de ammonieten, had wel 10 armen. De recente inktvissen, die van de Bacriten (de oudste ammonieten) afstammen, hebben ook 8 of 10 armen. Daarentegen heeft *Nautilus* ongeveer 90 cirri. In enkele exemplaren is een zwarte kleurstof, melanine, aangetoond. Dit wijst op het voorkomen van een **inktzak**. Dit was het geval bij *Eopsiloceras* (Boven-Trias) en in *Bochianites* (Onder-Krijt). Waarschijnlijk was ook een inktzak aanwezig in *Eleganticerat* (nog niet chemisch geanalyseerd), in *Ptychites*, *Dactyloceras*, *Endoceras*. Maar hier kunnen het ook anderssoortige klieren zijn geweest, bijv. lichtorganen of gifklieren.

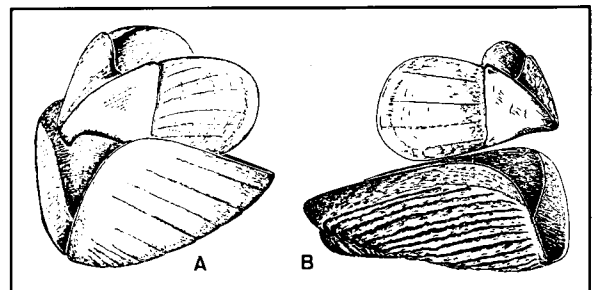
Kieuwen waren zeker aanwezig; of het er twee of vier waren is nog de vraag. Bij *Hildoceras levisoni* zijn twee kieuwachtige structuren te zien, die nauwelijks als iets anders dan kieuwen kunnen worden geïnterpreteerd. De excellente preservatie doet vermoeden, dat het er niet meer dan twee waren. Dit zou dan betekenen dat de subklasse der Ammonoidea, net als die der Coleoidea, tot de dibranchiaten (tweekieuwigen) zou behoren.

Eierbuideltjes zijn aangetoond in de woonkamers van enkele macroconchen (grote, vrouwelijke exemplaren) van *Eleganticerat*.

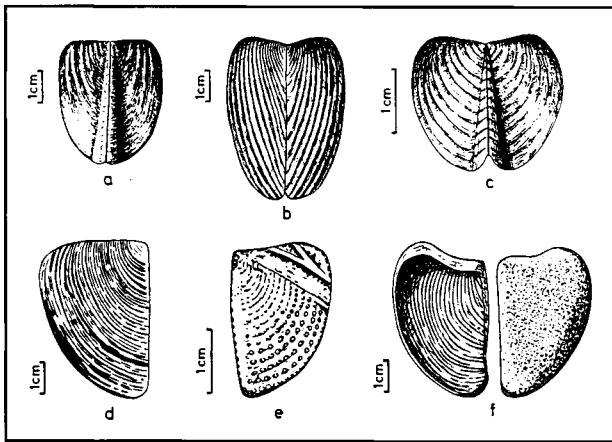
Kaken en radula

Tot nu toe zijn bij ammonieten drie typen kaken aangetoond:

1. Kaken met snavelpunten. Deze lijken tamelijk veel op die van recente Coleoidea; ze komen voor in Paleozoïcum en Trias. De dragers ervan zouden een carnivoor diët gehad hebben, vergelijkbaar met dat van de huidige inktvissen, en hebben bestaan uit vissen, krabben en schelpdieren.



Afb. 14. Modellen van kauwapparaten. A. De kalkige onderkaak uit één stuk (anaptychus) van *Psiloceras* sp. B. De (niet-verkalkte) anaptychus van *Hildoceras levisoni* is bedekt door een paar kalkige aptychi, van het type **cornaptychi**. Lengte van deze gegroefde kalkplaatjes: 35 mm, bij een doorsnee van ± 17 cm van de betreffende ammoniet. De bovenkaak is in beide gevallen niet verkalkt, en blijft slechts in uitzonderingsgevallen bewaard.



Afb. 15. Enkele typen van onderkaakfragmenten: aptychi. Deze worden doorgaans gevonden als losse klepjes, omdat de verbindende binnenlaag niet is gefossiliseerd.

Type a: *cornaptychus*, voorkomend bij *Hildoceraten*;
 b. *lamelaptychus*, bij *Haploceraten* en *Phylloceraten*;
 c. *striaptychus*, bij *Scaphites*;
 d. *prestriaptychus*, bij *Stephanoceraten* en *Parkinsonia*;
 e. *granulaptychus*, bij *Perisphinctes*;
 f. *laevaptychus*, bij *Aspidoceraten*.

2. Kaken met verkalkte punten, zoals bij *Nautilus*. Een voorbeeld is *Gaudryceras* uit het Boven-Krijt.
3. Sterk gespecialiseerde kaken: **anaptychen** en **aptychen**. Dit zijn onderkaken.

Anaptychen zijn chitineuze, halvemaaan-vormige plaatjes uit één stuk.

Aptychen zijn kleppen van **calciet**, met een recht scharnier, zonder tanden (vandaar de naam). Ze bestaan uit twee symmetrische stukken, net als de schelp van een bivalve, een mossel bijvoorbeeld. Eigenlijk zijn het kalkovergroeiingen op beide flanken van een anaptychus. De tweekleppigheid is het gevolg van de fossilisatie; hierbij wordt de hoornige binnenlaag, de eigenlijke anaptychus, gebroken en blijven de kalkige "kleppen" over, afb. 14.

Soms is de chitineuze binnenkant nog bewaard. Het waarom van die kalkovergroeiing is onzeker. Deze kan zuiver fysiologisch van aard zijn, maar ook kan de (an)aptychus een tweede functie hebben: als deksel (operculum) om het dier bij terugtrekking in de woonkamer tegen de buitenwereld te beschermen. Trouwens: tot 1970 toe werd aan aptychen algemeen deze rol van deksel toegeschreven. Het was aan een toevalsvondst te danken, dat de functie als onderkaak aannemelijk werd. Misschien was de anaptychus wel uitstulpbaar, en schraapte het dier ermee over de zeebodem. De vorm lijkt ook wat op een schep; de onderkaken zijn niet-snijdend, want aan de voorzijde is geen snede of snavel te bekennen. Afb. 15.

Bovenkaken zijn alleen gevonden in samenhang met de onderkaken in woonkamers van ammonieten. Ze zijn volledig chitineus en hebben een stompe punt.

Er zijn verscheidene vondsten bekend waar een **radula** bewaard is gebleven, o.a. bij *Eosanites*, *Eleganticerias* en *Arnioceras*. Dit is een soort vijltje op een tong, en heeft een met tanden vergelijkbare functie. Ook andere weekdieren, zoals slakken, Scaphopoden en Amphineura hebben een radula.

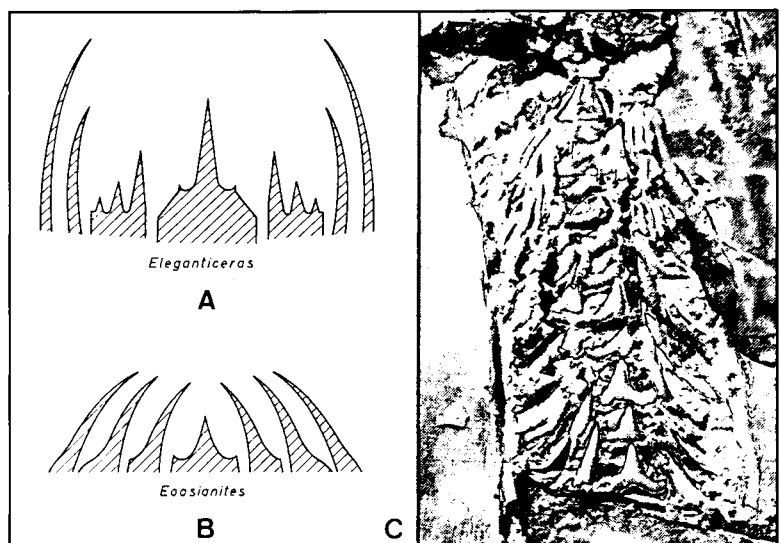
De radula van ammonieten bezit rijen van 7 tandjes, net als bij de recente coleoiden. Bezitters van dit smalle type noemt men **anguste-radulata**. Afb. 16. *Nautilus* heeft rijen van 13 tanden, dit brede type wordt **late-radulata** genoemd.

Maag- en maaginhoud

Ammonieten waren carnivoren. Bewijzen voor hun dierlijk menu zijn vondsten van ammonieten met woonkamers waarin onverteerbare resten van prooidieren werden aangetroffen. Voorbeelden zijn: *Arnioceras* met foraminiferen- en ostracodenschaaltjes; een *Hildoceras* met een boven- en onderkaakje van een ammonietje, en één met schaalfragmenten van brachiopoden; een *Physodoceras*, waarin veel *Saccocoma* voorkwam (dit is een stengellose zeelelie, zeer algemeen in de Solnhofen-plaatkalk). Tot slot een *Oppelia*, met veel gebroken aptychi van ammonietjes die 1/10 van zijn grootte hebben. Al deze prooidieren zijn benthische organismen, d.w.z. dieren die op of bij de zeebodem leefden. Hieruit kan worden afgeleid, dat vele ammonieten dicht langs de bodem zwemmend hun voedsel zochten. Het waren dus zeker geen rovers, zoals de recente inktvissen.

De functie van de schaal

De schaal bestond uit aragoniet en diende ongetwijfeld om de weke delen te beschermen. Ook konden de spieren eraan worden vastgehecht en, last but not least, was het een hydrostatisch apparaat, waarmee de positieve of negatieve opwaartse druk geneutraliseerd kon worden. Daarmee was de schaal een ingenieus drijfapparaat; er is dan ook geen reden te bedenken, waarom de ammonieten het niet als zodanig zouden hebben gebruikt. De meeste onderzoekers zijn ervan overtuigd, dat alleen daarom al de ammonieten zich zwevend in het water



Afb. 16. Schematische tekening van een dwarsrij radula van: A. *Eleganticerias*; B. *Eosianites*. C. Een complete radula van *Eosianites* sp. uit Uruguay, ± 9 x 15 mm, naar een foto uit Lehmann, 1987.

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 ammonietenschaal 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.

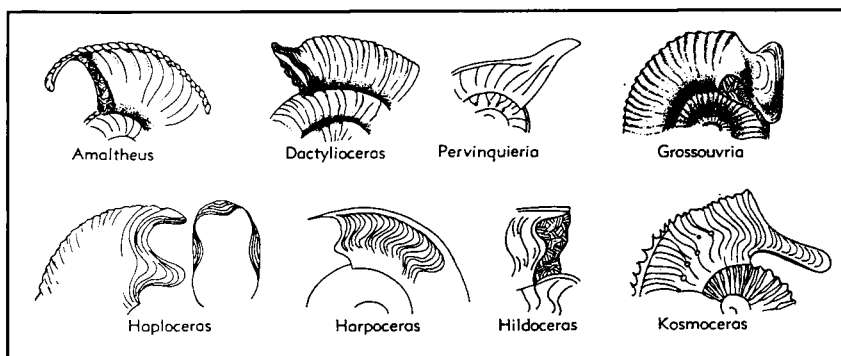
Ribben

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: