

## Aptychenstudien.

### I. Über die Aptychen im Allgemeinen.

Von Dr. Friedrich Trauth.  
(Mit 8. Textfiguren und 1 Tabelle.)

#### Vorwort.

Als wir vor ein paar Jahren an die Untersuchung von Malm- und Neokomfaunen unserer niederösterreichischen Voralpen schritten und durch die Häufigkeit von Aptychen darin veranlaßt wurden, diesen Fossilien eine besondere Aufmerksamkeit zu schenken, empfanden wir es gar bald, daß ihre so ungleichmäßige und zudem oft nur recht flüchtige Behandlung in der Literatur und die von den verschiedenen Autoren dafür so abweichend geprägte und angewandte Schalenterminologie eine Vereinheitlichung der letzteren, eine zweckmäßigere Benennungsweise der „Aptychenarten“ und überhaupt eine Zusammenfassung der im Schrifttume weiterstreuten Angaben über die besagten Versteinerungen höchst wünschenswert machten, und wir entschlossen uns dann auch, uns dieser Aufgabe zu unterziehen.

Wie weit wir ihrer gerecht geworden sind, werden die vorliegenden Blätter zeigen, die den ersten und allgemeinen Teil unserer „Aptychenstudien“ bilden.

Als ein zweiter Teil soll hierauf zunächst eine übersichtliche Darstellung der bisher bekannt gewordenen oberkretazischen Formen folgen, und später denken wir noch Mitteilungen über die der höheren Juraformation und der Unterkreide anzufügen.

Für freundliche Förderung unserer Arbeit, sei es durch Meinungsaustausch, sei es durch Angaben über einzelne Formen oder durch Zugänglichmachen der Literatur fühlen wir uns insbesondere unserem lieben Freunde Herrn Kustos Doz. Dr. J. v. Pia<sup>1</sup> und den Herren Dr. W. Adensamer (Wien), Doz. Dr. R. Bleichsteiner (Wien),<sup>2</sup> Dr. L. R. Cox (London), Prof. Dr. W. Rogala (Lwów), Geh.-Rat Prof. Dr. G. Steinmann (Bonn), Prof. Dr. E. Stolley (Braunschweig) aufrichtigst verpflichtet, unserem Chef am Naturhistorischen Museum, Herrn Hofrat Prof. Dr. F. X. Schaffer, aber überdies noch für das Interesse, mit dem er die Entwicklung der ganzen Arbeit förderte.

Für die Aufnahme der Abhandlung in die „Annalen des Naturhistorischen Museums“ gebührt Herrn Direktor Hofrat Dr. K. v. Keißler und Kollegen Pia unser verbindlichster Dank.

---

<sup>1</sup> Freund Pia hatte auch die besondere Güte, uns in seine umfassenden Literaturnotizen über Aptychen, die er vor Jahren in der Absicht, selbst einmal eine Monographie darüber zu schreiben, zusammengetragen, frei Einblick zu geben.

<sup>2</sup> Für liebenswürdige Unterstützung beim Lesen der einschlägigen skandinavischen und russischen Literatur.

## A) Über die Natur und Funktion der Aptychen.

### a) Ältere und neuere Deutungen der Aptychen.

Wohl selten sind die Ansichten über die systematische Stellung von Fossilien so wechselnde und geteilte gewesen als die über die sogenannten „Aptychen“, diese meist zweiklappigen und dann muschelähnlichen („*Aptychus s. str.*“), seltener einklappigen („*Anaptychus*“) Schalen, die zuerst — als Begleiter von Goniatiten — im Paläozoikum erscheinen, in der Trias noch äußerst spärlich bleiben und erst in der Jura- und Kreideformation weite Verbreitung und stellenweise überraschende Häufigkeit erlangen, um in der Oberkreide wieder mehr an Bedeutung zu verlieren und schließlich mit dem Ende derselben — zusammen mit den Ammoniten — völlig zu verschwinden.

Die vielen Hypothesen über die Natur dieser merkwürdigen Versteinerungen, welche seit ihrer ersten Untersuchung im 18. Jahrhunderte (durch Scheuchzer 1702 u. 1716, Baier 1757, Bertrand 1763, Davila 1767 und Knorr und Walch 1771—1773) bis auf unsere Tage ausgesprochen worden sind, lassen sich in zwei Gruppen scheiden, je nachdem man sie, ihrem augenfälligen Verknüpftsein mit den *Ammonoidea* gebührende Rechnung tragend, für Organe von diesen erklärte, oder sie aber, meist bloß nach recht äußerlichen Gründen, auf andere Tierklassen und -ordnungen bezog. Ihres historischen Interesses wegen wollen wir hier zunächst die letzteren, das Wesen der Aptychen meist weit verkennenden Erklärungsversuche anführen und uns sodann denen der anderen Art zuwenden.<sup>1</sup>

#### a) Deutungen als Reste von Nicht-Ammonoideen.

1. Oken (1829) erwog es, die Aptychen als Brustschilder gewisser Würmer aus der Ordnung der *Sipunculidae* (*Thalassema scutatum* Ranzani, *Sternapis* Otto) zu deuten, freilich mit dem Bemerkenswerten, daß die Würmer dann wohl eine ungeheuer große Größe besessen haben müßten.

2. Wie wir bei Strickland (1845, p. 234) erwähnt finden, war Prof. Forbes geneigt, die Aptychen auf „*Holothuriadae*“ zu beziehen, eine gewiß ganz absonderliche Vorstellung.

3. Für Ruppell (1829) sind die glatten (laeven) Aptychen („*Tellinites problematicus*“) von Solenhofen „Schutzorgane der Atmungsorgane eines noch nicht genauer bekannten Mollusken“.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Es ist wohl selbstverständlich, daß man den zweiklappigen Aptychen und den einklappigen Anaptychen den gleichen Ursprung und die gleiche Natur zuschreiben müssen, so wie dies Strickland (1845, p. 234) auch schon vor langem ausdrücklich betont hat. Wenn Keferstein (1862—66) beiden eine ganz verschiedene Deutung gibt — den Anaptychen als Haftbandverhärtungen und den Aptychen als Nidamentaldrüsen-Deckel von Ammonoiden —, so ist dies völlig unnatürlich und deshalb entschieden abzulehnen (vgl. auch Waagen, 1869, p. 249).

<sup>2</sup> Während er die lamellosen Aptychen („*Tellinites solenoides*“) von dort als Ammonitenopercula betrachtet.

4. Zu den Muscheln (*Lamellibranchiata*) sind die Aptychen von Scheuchzer (1702, 1716, „*Tellinoides*“), Baier (1757, „*Chama*“ und „*Tellina*“), Walch (1771—73, „Muschel“, resp. „*Tellinites*“), Parkinson (1811, 1830, „*Trigonellites*“<sup>1</sup>), Schlotheim (1820, „*Tellinites*“ und „*Solenites*“) und Deslongchamps (1835 *Münsteria* p. 64, „*Münsteria*“)<sup>2</sup> gerechnet worden, Ansichten, die von Voltz (1837, Notiz p. 307 bis 308), Fischer (1882 p. 374) und Reynès (1867 p. 37) widerlegt wurden.

5. An innere (schulpenartige) Schalenbildungen nackter Dibranchiaten („acetabuliferer Cephalopoden“), ähnlich *Sepia* oder *Loligo*, dachten bei den Aptychen insbesondere Meyer (1829, 1831), Coquand (1841 p. 387, „*Teudopsis*“), Giebel (1849 p. 100 „Sepien mit geteilter Rückenschale“) und endlich Blackmore (1896), der sie speziell für die Proostraca von Belemniten hielt.<sup>3</sup> Jourdan (in Reynès, 1867 p. 46—47) erklärte sie für die inneren Verknöcherungen eines eigenen derartigen nackten Cephalopodengenus, dem nach seiner Ansicht auch die als *Rhynchoteuthis* bekannten Kiefer oder Schnäbel zugehörten und das er deshalb mit einem speziellen Gattungsnamen — „*Aptychoteuthis*“ — belegte, eine Hypothese, die Reynès (l. c. p. 47) mit gutem Rechte auf das Entschiedenste abgelehnt hat.

Schließlich hat 1868 und 1870 Zittel, wengleich er ja damals an der Herkunft der cellulösen (laeven) Aptychen von *Aspidoceras* und auch anderer Aptychen von anderen Ammoniten (u. zw. als Schutzdeckel der Nidamentaldrüse, 1868, p. 49—50; 1870, p. 149) nicht zweifelte, die in den alpin-mediterranen Aptychenschichten so häufigen „punctaten“ Formen (*Aptychus punctatus* Voltz) und ferner den sie darin begleitenden „lamellosen“ *Aptychus Beyrichi* Opp. und *A. exsculptus* Schaur. auf nackte Cephalopoden u. zw. ev. z. T. auf derartige Tetrabranchiaten beziehen wollen (1868, p. 52; 1870, p. 149).

6. Die merkwürdige, auf einer gewissen gestaltlichen Ähnlichkeit der Aptychen mit Scuta von pedunkulaten Cirripediern (bes. von *Lepas* oder *Anatifa*) beruhende Hypothese, wonach dieselben ebensolchen Ranken-

<sup>1</sup> Dieser Name „*Trigonellites*“ (1811) hätte nach strengen Nomenklaturregeln vor der Bezeichnung „*Aptychus*“ Meyer's (1829) die Priorität, doch wird man aus Zweckmäßigkeitgründen an der allgemein eingebürgerten letzteren Bezeichnung festhalten.

<sup>2</sup> Indem Deslongchamps die Aptychen unter der Bezeichnung *Münsteria* als Muscheln der Familie der „*Solenoides*“ deutete, zeichnete er sie vorn und hinten unten stark klaffend (l. c. Taf. XI, Fig. 2, 5, 7, 9, 11, 13). Neben dieser ihm als die wahrscheinlichste dünkenden Erklärung zog er es aber immerhin auch in Erwägung, daß die Aptychen vielleicht doch auch interne schulpartige Dibranchiatenschalen aus der Verwandtschaft seiner „*Teudopsiden*“ hätten gewesen sein können (l. c. p. 63 und 1835, *Teudopsides*, p. 77—78).

<sup>3</sup> Nebenbei sei noch erwähnt, daß auch Deslongchamps sen. neben der Bivalvennatur der Aptychen („*Münsteria*“) gelegentlich ihre Zugehörigkeit zu den Dibranchiaten erwogen hat (vgl. die vorliegende Studie p. 173, Fußnote <sup>2</sup>).

füßern zugehören sollten, ist im 18. Jahrhundert von Knorr (1755),<sup>1</sup> von Bertrand (1763) und Davila (1767)<sup>2</sup> ausgesprochen und dann noch namentlich von Germar (1827, er nennt sie „*Lepadites*“), Orbigny (1849),<sup>3</sup> Pictet (1854, p. 551), Vogt (1846—1871) und Stoppani (1857, p. 329) vertreten worden, während sich Darwin (1864, p. 3—5) und Deslongchamps jun. (1864, p. 180) scharf dagegen ausgesprochen haben.

7. Daß noch heutzutage, wo doch infolge klarst sprechender Funde kein Zweifel mehr an der Ammonoidennatur der Aptychen bestehen kann, ihre Zuweisung zu den Crustaceen lebhaft verfochten wird, kann nur höchst befremdlich erscheinen. Es geschieht dies durch Scalia (1922, Aptychus, p. 14; 1922, Ammoniti, p. 39), der diese Fossilien für Cephalothoraxpanzer von *Phyllocarida* (= *Leptostraca*) erklärt und zwar die zweiklappigen eigentlichen Aptychen für solche von *Ceratiocaris*-ähnlichen Formen und die einschaligen Anaptychen für solche von *Cardiocaris*-Gestalt.<sup>4</sup>

Wir brauchen uns mit seinen diesbezüglichen Ausführungen wohl nicht näher befassen.<sup>5</sup>

8. Als Gaumen- oder Maxillarplatten, resp. als Gaumenzähne von Fischen sind die Aptychen von Deluc (1800, p. 422), der sie als „*Bufo-nites*“ beschrieben, ferner von Bourdet de la Nièvre (1822), der sie darum „*Ichthyosagones*“ benannt hat, und schließlich von Sowerby (vgl. in Deslongchamps, 1835, Münsteria, p. 61) angesehen worden.

9. Endlich sei noch einer ganz sonderbaren Darstellung von Aptychen als Vogelschnäbel („bec d'Oiseau de Reutlingen“) bei Davila 1767 gedacht.<sup>6</sup>

<sup>1</sup> Vgl. den diesbezüglichen Hinweis bei Wright, 1878—86, p. 183.

<sup>2</sup> Vgl. die betreffende Angabe bei Walch, 1771—73, p. 174.

<sup>3</sup> Orbigny (1849, p. 255, Fig. 140) hat auch eine Rekonstruktion des ganzen „Aptychen-Tieres“ in diesem Sinne entworfen, eine Darstellung, die später von Pictet (1854, Atlas, Taf. XLVII, Fig. 9) wiedergegeben worden ist.

<sup>4</sup> Daß hingegen einzelne paläozoische Schalen von aptychen-, resp. anaptychen-artiger Gestalt (*Aptychopsis*, *Dipterocaris*) derartigen Crustaceen angehören mögen, wie dies von manchen Paläontologen ja schon länger vermutet wird (vgl. Zittel, 1885, p. 404 und 660, Zittel-Broili, 1921, p. 642), wollen wir mit dem Obgesagten keineswegs leugnen.

<sup>5</sup> Nur der Erklärung, die Scalia (1922, Ammoniti, p. 39) dabei dem häufigen Auftreten von Aptychen in Ammonitenschalen geben will, sei ihrer Absonderlichkeit halber kurz gedacht: Als die erbittertsten Feinde der Ammoniten pflegten, meint Scalia, jene benthonischen Krebse aus ihren Lauerplätzen im schlammigen Meeresgrunde, in dessen Wellenfurchung (ripple marks) zumal die Skulptur lamelloser Aptychen eine treffliche Mimikry für diese Tiere gebildet habe, über die dorthin niedergetauchten Ammoniten herzufallen und sie aufzufressen, weshalb die „Krebspanzer“ natürlich so oft in den Wohnkammern der Ammonitengehäuse zu beobachten wären. Ja zuletzt — zu Ende der Kreidezeit — seien, denkt Scalia, die Ammoniten den heftigen Nachstellungen der Räuber ganz erlegen und also durch sie zum Aussterben gebracht worden.

<sup>6</sup> Wir entnehmen diese Angabe Quenstedt (1858, p. 247), nachdem wir Davila's Originalabhandlung nicht vorliegen haben. In diesem Zusammenhange mag es noch erwähnt sein, daß die Solenhofener Steinbrucharbeiter die Aptychen wegen ihrer Gestalt

Um das so augenfällige, häufige Zusammenvorkommen der Aptychen mit den Ammonitenschalen verständlich zu machen, mußten diese Hypothesen, die von ihrer Ammonitennatur nichts wissen wollten, zu allerlei Hilfsklärungen greifen. So sollten sie, wenn als Cirripedier gedeutet, parasitär an oder in den Ammonitengehäusen befestigt gewesen und so mit ihnen herumgeschwommen sein (vgl. Orbigny l. c., Pictet l. c. und auch Fischer, 1882, p. 374);<sup>1</sup> Scalia erblickte in den Aptychen, wie vorhin erwähnt, die Panzer räuberischer Phyllocariden, deren Anwesenheit in der Gehäusewohnkammer ihrer Beutetiere ihm leicht begreiflich dünkte. Umgekehrt hielt sie Meyer (1829, p. 15, vgl. auch Quenstedt, 1846 bis 1849, p. 323) eher für die Überreste von Tieren (Dibranchiaten), die von den Ammoniten verzehrt worden seien.<sup>2</sup> Eine Widerlegung solcher Ansichten gab schon Voltz (1837, Vortrag, p. 433—434).

### β) Deutungen als Reste der Ammonoideen.

Darüber, daß die einzige natürliche Erklärung für das in zahllosen Fällen festgestellte Beisammenliegen der Aptychen und Ammonoideenschalen nur in ihrer organischen Verknüpfung als Teile desselben Tieres besteht, vermag derzeit nicht mehr der leiseste Zweifel zu obwalten: Die gesetzmäßige Verbindung bestimmter Aptychenformen mit ganz bestimmten Ammonitenarten, bzgl. -geschlechtern und immer nur mit diesen, die oft und oft beobachtete gesetzmäßige Lage der Aptychenschalen in den Ammonitenwohnkammern, angeschmiegt an deren Externwand, der schon mehrmals gelungene Nachweis von Aptychen als solche Wohnkammern gegen außen genau abschließende Opercula (vgl. p. 180 ff.), demnach die schöne Harmonie von beider Größenverhältnissen und nicht zuletzt die Gegenwart winziger Aptychen schon bei der in einer erwachsenen *Oppelia* angetroffenen Brut (Michael, 1894, p. 697 ff.) sind zwingende Beweise (vgl. auch Reynès, 1867, p. 45, Fischer, 1882, p. 375).

Neben der allein richtigen Deutung der Aptychen als äußere Deckelverschlüsse der Ammonoideenwohnkammern sind noch eine ganze Reihe sonstiger Hypothesen aufgestellt worden, die sie zwar auch auf die Ammonitentiere beziehen, ihnen aber dabei andere Funktionen zusprechen. Es

---

als „Ochsenklauen“ anzusprechen pflegten. (Vgl. Ruppell, 1829, p. 8.) Die Bemerkung Sharpe's (1857, p. 19), daß Ruppell gewisse Aptychen für Reptilschuppen gehalten habe, ist irrtümlich und geht darauf zurück, daß Ruppell in der zitierten Abhandlung auch eine Platte mit Ganoidschuppen als vermutlichen Reptilrest beschrieben hat.

<sup>1</sup> Ablehnende Kritik fand diese Ansicht zumal bei Deslongchamps jun. (1864, p. 182).

<sup>2</sup> Noch einen anderen Gedanken hat Quenstedt (1846—49, p. 323) geäußert, freilich sein Zutreffen gleich selbst als kaum zutreffend bezeichnend: „Man könnte die Tatsache, daß die Aptychen in Beziehung auf Größe stets mit dem beiliegenden Ammoniten harmonieren, auch mit der Annahme erklären, die Aptychen seien nackte Tiere gewesen, welche sich eine leere Ammonitenschale von passender Größe etwa nach Art der Bernhardskrebse zum Wohnort aufgesucht hätten, um damit im Meere herum zu schwimmen. Allein es hieße das, das Unwahrscheinlichere an die Stelle des Wahrscheinlichern setzen.“

gibt kaum ein Organ dieser Geschöpfe, mit denen man sie nicht irgend einmal in Zusammenhang gebracht hätte, wie die folgende Aufzählung der uns bekannten, mit ihrer Ammonitennatur rechnenden Ansichten zeigen:

1. Ein zusammen mit den beiden Aptychenvalven in der Wohnkammer eines *Scaphites* aufgefundenes, sicheres Kieferstück führte Meek und Hayden (1864, p. 121; 1876, p. 478) zu der Vorstellung, daß die Aptychen in Gegenwirkung zu diesem „Oberkiefer“ („3. Kieferstück“) als symmetrisch entwickeltes „Unterkiefer“ fungiert und demnach dem Oralapparate der Ammoniten angehört hätten, eine Meinung, wie sie nach den genannten beiden Forschern ähnlich schon früher J. G. S. van Breda gehegt haben soll.

2. Deshayes äußerte sich gelegentlich einmal (in Verneuil und Deshayes, 1838, p. 31, Fußnote 1) über die Natur der Aptychen, die er unbedingt für Organe von Ammoniten hielt, wie folgt: „J'avais pensé qu'il serait plutôt possible de comparer les Aptychus avec les rudiments cartilagineux que l'on trouve dans l'épaisseur du sac des Poulpes“, eine Ansicht, die dann später von Pictet (1854, p. 554), Fischer, 1882, p. 375) und Meek und Hayden (1864, p. 118; Meek, 1876, p. 416) dahin kommentiert worden ist, als hätte es sich dabei für Deshayes etwa um verhärtete Falten der Magenschleimhaut, resp. um Verkalkungen der Magenwand nach Art der mitunter bei Bulliden vorkommenden gehandelt, durch deren Triturationswirkung die Verdauung befördert worden sei.

3. Strickland (1845, p. 234) erwog neben einer Deutung der liasischen, hornigen Anptychen — und wohl der Aptychen überhaupt — als Bildungen der Kopfkapsel (vgl. p. 181) auch die als Verhärtungen des Haftbandgürtels,<sup>1</sup> mit dem die Ammonitentiere in der Wohnkammer befestigt gewesen wären.

4. Nach Burmeister (in Buch, 1849, Aptychus, p. 368 ff.) wären sie dazu bestimmt gewesen den „Bronchialsack“ — also die die Kiemen beherbergende Mantelhöhle — zu schützen, wenn sich das Ammonitentier aus dem Gehäuse vorgestreckt hätte.<sup>2</sup>

5. Reynès (1867, p. 41 u. 51) erklärte die Aptychen, resp. auch die Anptychen für innere Ossifikationen der Ammoniten, die vermutlich in einer direkten Beziehung zu den Organen der Ernährung oder Blutzirkulation oder Fortpflanzung gestanden wären und jenachdem

<sup>1</sup> Den Owen (1832, Memoir on the Pearly Nautilus) bei dem rezenten Nautilus als „horny girdle“ bezeichnet habe. Ähnlich hat ja auch Waagen später (1870, p. 188) von einer „Conchiliolinplatte“ gesprochen, welche die Verbindung des Haftmuskels von *Nautilus* mit seiner Schale vermittelte.

<sup>2</sup> Für ein Schutzorgan der Atemwerkzeuge hatte bereits früher Rüppell (1829, p. 7) den von ihm als *Tellinites problematicus* Schloth. beschriebenen glatten Aptychus erklärt, ohne ihn indessen einer bestimmten Molluskenklasse zuordnen zu wollen.

eine verschiedene und verschiedentiefe Lage im Weichkörper der Tiere eingenommen hätten.

6. Eine Meinung, die zuerst von Keferstein (1862—66, p. 1337 und 1434)<sup>1</sup> vertreten worden ist und dann die Zustimmung Waagen's (1870, p. 190 ff.), Meneghini's (1867—81, p. 115) und — wenigstens vorübergehend — auch die Zittel's (1868, p. 49), Favre's (1873, p. 7—9) und Zakrzewski's (1886, p. 47) gefunden hat, ging dahin, daß die Aptychen verkalkte Schutzdeckel paarig angelegter Nidamentaldrüsen von Ammonitenweibchen<sup>2</sup> gewesen wären. Waagen (l. c.) baute auf dem Fehlen oder Vorhandensein und der verschiedenartigen Struktur solcher „Nidamentaldrüsen-Decken“ sogar ein eigenes System der Ammoniten auf. Meneghini (l. c.) dachte daran, daß die Aptychen neben ihrer Hauptfunktion als „interne“ Schutzdeckel der genannten Drüse vielleicht auch durch ihren Druck bei der Abfuhr der Eier aus dem Körper mitgewirkt hätten.

Heute kann die eine Zeitlang fast herrschend gewesene Nidamentaldrüsendeckel-Hypothese, deren Für und Wider insbesondere von Owen (1878, p. 961), Fischer (1882, p. 376), Jhering (1881, p. 64), Hoernes (1884, p. 314) und Zittel (1885, p. 405—406) erwogen worden ist, wohl als endgültig erledigt gelten. Die der Wohnkammeraußenwand von innen — in sog. „Normalstellung“ — angeschmiegtten Aptychen<sup>3</sup> dürften unseres Erachtens doch eine gewisse Strecke vorwärts von der an der Externseite des Tierleibes vorhanden gewesenen Nidamentaldrüse gelegen haben<sup>4</sup> und auch wohl merklich größer und wahrscheinlich anders gestaltet gewesen sein als diese. Ein sehr triftiges, gegen die Nidamentaldeckelnatur der Aptychen sprechendes Argument ist gewiß auch das von Zittel (1885, p. 406) angeführte, daß die vielen jugendlich-winzigen und durchwegs mit Aptychen versehenen Ammonitchen, die Deslongchamps (erwähnt bei Zittel, 1885, p. 406) im Mageninhalt von fossilen Sauriern und Fischen fand, unmöglich alle Weibchen gewesen sein können.<sup>5</sup> Das müßte aber doch wohl der Fall sein, wenn ihre Aptychen Opercula von Nidamentaldrüsen darstellten.

Eine Modifikation dieser These ist 1886 von Walther (1886, p. 241) aufgestellt worden, indem er sich die Aptychen zwar von der Nidamentaldrüse ausgeschieden denkt, aber nicht als Schutzdeckel der

<sup>1</sup> Im Gegensatz zu den zweivalvigen Aptychen sollten hingegen die Anaptychen nach Keferstein (l. c., p. 1431 und 1434), der dabei Keyserling (1846) folgt, Absonderungen der Kopfkappe der entsprechenden Goniatiten und Ammoniten gewesen sein.

<sup>2</sup> Die Funktion der Nidamentaldrüsen der Cephalopodenweibchen besteht bekanntlich in der Bildung der äußeren Eihüllen, mit welchen die aus den Ovarien austretenden Eier umschlossen werden.

<sup>3</sup> Also in der Stellung, die sie nach unserer Ansicht bei Vorstreckung des Tieres aus der Wohnkammer eingenommen haben.

<sup>4</sup> Vgl. die von uns entworfene Rekonstruktion einer *Oppelia* auf p. 184, Textfig. 1.

<sup>5</sup> Dasselbe gilt von der durch Michael (1894, p. 697) beschriebenen *Oppelia sterspis* mit ihren vielen aptychenführenden Jungen.

Drüse selbst, sondern vielmehr als solche für die Eier, mit denen sie alljährlich an ruhigen Stellen des Meeres (den angeblichen Bildungsstätten der „Aptychenschichten“) von den Weibchen abgesetzt worden seien.<sup>1</sup>

7. Nach A. Braun (in Siebold, 1848, p. 371—372, Fußnote) und Siebold (l. c.) wären die Aptychen innere, schulpartige Schalen von Ammoniten männchen gewesen, die bei ihrer Kleinheit in der Mantelhöhle der wesentlich größeren Weibchen (d. i. der normalen Ammoniten) parasitären Aufenthalt nahmen und daher so häufig ihre Schalenreste in den Wohnkammern der (weiblichen) Ammonitengehäuse finden ließen.

8. Daß die Aptychen den Dibranchiaten-(*Sepia*-, *Loligo*-)schulpen vergleichbare innere Ossifikationen gewesen seien, die vermutlich als Innenstützen — mit nicht sicher angebbarer Spezialfunktion — für die Ammonitentiere gedient haben, ist wohl im wesentlichen die Ansicht von Quenstedt (1846—49, p. 321; 1858, p. 247; 1867, p. 457—460), Meneghini (1867—81, p. 115)<sup>2</sup> und Buch (1849, Aptychus, p. 365—370) gewesen, welcher letzterer den Siphon genau zwischen den beiden Aptychenvalven in einer Rinne nach vorwärts erstreckend und sich daran befestigend dachte.

9. Jhering (1881, p. 80) hielt die Aptychen — nicht zumindest wegen ihrer Struktur — für verkalkte Nackenknoorpel, homolog denen der Dibranchiaten,<sup>3</sup> und schloß weiter daraus auf die Dibranchiaten-, resp. Decapodennatur der Ammoneen überhaupt.<sup>4</sup> Daß mit dieser Hypothese das Auftreten visierartig geschlossener Mündungen bei manchen Ammoniten<sup>5</sup> völlig unverträglich ist und sie daher klar widerlegt, ist u. a. von Hoernes (1884, p. 314) und Steinmann (1889, p. 44) betont worden.

10. Eine Hypothese, welche die Aptychen mit den an den Trichter herantretenden und ihn so stützenden und seinen Muskeln zum Ansatz dienenden Schenkeln<sup>6</sup> des Kopfknoorpels des lebenden *Nautilus*<sup>7</sup> in Ver-

<sup>1</sup> In offenkundigem Widerspruch zu dieser Vorstellung stehen die von Michael (1894, p. 697) in der Wohnkammer einer *Oppelia sterspispis* nachgewiesenen und selbst schon kleine Aptychen besitzenden Jungen.

<sup>2</sup> Meneghini wollte seine Ansicht durch den Hinweis auf die mikroskopische Struktur und die Zuwachsweise der Aptychen stützen, die er der von Sepienschulpen für ganz vergleichbar hielt.

<sup>3</sup> Vgl. A. Lang, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere, 2. Aufl., 1. Liefg., Mollusca, bearbeitet von K. Hescheler (Jena 1900), p. 196, Fig. 191.

<sup>4</sup> Wobei er auch weiter aus der externen Normallage der Aptychen in den Wohnkammern auf eine endogastrische Einrollung der Ammoniten schließen wollte (vgl. auch Schwarz, 1894, p. 455).

<sup>5</sup> Wie z. B. besonders deutlich bei *Morphoceras pseudo-anceps* Ébray sp. (vgl. H. Douvillé, Bull. de la Soc. géol. de France. 3 sér., Vol. VIII. [1879—80], p. 239 ff., mit Figur.)

<sup>6</sup> Von Steinmann (1889, p. 45) als „Trichterknoorpel“ des *Nautilus* bezeichnet.

<sup>7</sup> Vgl. bezüglich dieses Kopfknoorpels besonders Valenciennes, l. c., Taf. IX, Fig. 1, 4, 5, 6 und A. Lang, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere, 2. Aufl., 1. Liefg., Mollusca, bearbeitet von K. Hescheler (Jena 1900), p. 194.

gleich setzt und ihnen auch eine ähnliche Funktion zuschreibt, ist zuerst von Valenciennes (1841, p. 263, 271, 303—304) ausgesprochen und dann später von Steinmann (1889, p. 32, 43—47; Steinmann und Döderlein, 1890, p. 388—389) in einigermaßen modifizierter Form vertreten worden.<sup>1</sup> Auch Quenstedt hat vorübergehend (1846—49, p. 323) ein derartige Ansicht gehegt.

Was Valenciennes Vorstellung über die Aptychen im besonderen betrifft, so hielt er sie nicht für ganz in die Weichteile des Tieres eingebettete innere Gebilde von der Lagerung des erwähnten *Nautilus*-Kopfkorpels, sondern für äußere, paarig-symmetrische Verkalkungen, welche der vorderen Partie des eventuell zweilappig gewesenen Ammonitentrichters schützend aufsaßen. Nach Steinmann hingegen würde es sich dabei ihrer Struktur nach um kein äußeres, sondern um ein inneres verkalktes (Trichter-) Knorpelpaar<sup>2</sup> an der Trichterbasis des Ammonitieres handeln, das sich völlig von dessen Kopfkorpel losgelöst hätte. Eine Stütze und Muskelinsertionsstelle des vielleicht einheitlich verwachsenen, nicht mehr zweilappigen Trichters (vgl. Steinmann, 1889, l. c., p. 32) bildend, habe es auch durch eine bauchwärts vollzogene Bewegung bei der Verschließung der Mantelspalte mitgewirkt, wenn der Ammonit durch Wasserausstoß aus dem Trichter schwamm, und deshalb schien Steinmann eine starke Entwicklung der Aptychen auch auf eine erhöhte Schwimffähigkeit der ihnen entsprechenden Ammoniten hinzuweisen.<sup>3</sup>

Als Deckelverschlüsse der Wohnkammer hätten die Aptychen nach dieser Hypothese nicht gedient (vgl. Steinmann, 1889, l. c., p. 43), wodurch sie sich schon wesentlich von der durch Deecke vertretene unterscheidet, die sie für am Trichter gelegene Opercula des Gehäuses erklärt (vgl. p. 181).

11. Im nächsten Abschnitt soll uns nun noch die Erklärung der Aptychen als Verschußdeckel der Ammonoideen beschäftigen.

### γ) Deutungen als Opercula der Ammonoideen.

Die allein richtige Deutung als die Wohnkammer von Ammoniten gegen auswärts verschließende Opercula und demnach in dieser Hinsicht den Gastropodendeckeln vergleichbare Organe<sup>4</sup> haben den Aptychen

<sup>1</sup> Hingegen hegte Steinmann 1903 und 1907 dahin, die Aptychen als Ammoniten-Opercula zu betrachten, vgl. p. 28. Im Jahre 1925 (Cephalopoden, p. 406—407) stellte er die Aptychenfunktion wieder als noch recht ungeklärt hin.

<sup>2</sup> Wie Schwarz 1894, p. 456 u. 458 betont hat, spricht nun aber die Skulptur und Struktur der Aptychen, und zwar insbesondere das Sichöffnen der Zellenräume der Mittelschicht bei den Laevaptychen gegen die Konvexseite — mittelst feiner Röhren — entschieden gegen ihre Natur als inneres Körpergebilde.

<sup>3</sup> Vgl. dazu auch diese Abhandlung p. 190 und Schwarz, 1894, p. 455.

<sup>4</sup> Diese funktionelle Analogie der Aptychen mit den dem Fuße mancher Gastropoden aufsitzenden Deckeln ist namentlich von Voltz (1837, Notiz, p. 309), Valenciennes (1841, p. 304), Beyrich (1879), Michael (1894, p. 702), Zittel-Broili (1921, p. 529), Daqué (1921, p. 638) und Pia (1923, p. 69) hervorgehoben worden. Deecke (1912, p. 256) scheint fast geneigt, an eine Homologie mit den Schneckendeckeln zu denken.

zuerst R ü p p e l l (1829, p. 5)<sup>1</sup> und ferner V o l t z (1837, Notiz, p. 309—312) gegeben, denen sich dann immer mehr der mit diesen Fossilien beschäftigten Paläontologen angeschlossen haben, so M o o r e (1851), M o r r i s (1852), D u m o r t i e r (1867, p. 180), D o l l f u s (1863), L e p s i u s (1875), B e y r i c h (1878), Z i t t e l (1885, p. 407), S t e i n m a n n (1903, p. 296; 1907, p. 320),<sup>2</sup> S c h m i d t (1905, p. 208), B r o i l i (in Zittel-Broili, 1921, p. 529), O' C o n n e l l (1921), C o x (1926) und viele andere.<sup>3</sup>

Heute, nachdem die für und gegen den Opercularcharakter der Aptychen sprechenden Gründe oft und eingehend gegen einander abgewogen worden sind (vgl. bes. R e y n è s, 1867, p. 41—44; M e e k, 1876 p. 440; F i s c h e r, 1882, p. 374; Z i t t e l, 1885, p. 406—407; H o e r n e s, 1884, p. 314), wird man an der Belanglosigkeit des „Gegen“ kaum mehr einen Zweifel hegen können. Das Verhältnis zwischen Größe und Form der Aptychen und der sie beherbergenden Ammonitenwohnkammern, das Vorhandensein einer wohlausgeprägten rippigen, ja selbst stacheligen Skulptur auf der Konvexseite bestimmter Aptychen, die mit einem inneren Organe gewiß unmöglich in Einklang zu bringen wäre, und endlich die schon mehrmals geglückten Funde von Ammonitengehäusen, die tatsächlich von Aptychen in Deckelart genauestens zugeschlossen werden, sprechen eine zu deutliche Sprache. Von solchen besonders überzeugenden Funden sei hier vor allem die im British Museum aufbewahrte *Oppelia subradiata* S o w. sp. aus dem Unteroolith von Dundry in England mit ihrem sie verschließenden lamellosen Aptychus in Erinnerung gebracht, die zuerst von S. P. W o o d w a r d (1860, p. 328 m. Fig.) und dann von L e H o n (1869 bis 1870, p. 12 m. Fig.), L e p s i u s (1875, p. 57), O w e n (1878, p. 963, Taf. LX, Fig. 2),<sup>4</sup> Z i t t e l (1885, p. 406 m. Fig. 554) und Zittel-Broili (1921, p. 529, Fig. 1129) wiedergegeben und auch von S c h w a r z (1894, p. 454 ff.) in ihrer Bedeutung hervorgehoben worden ist;<sup>5</sup> ferner mag noch auf den von R. E t h e r i d g e entdeckten und von H. W o o d w a r d (1885, p. 345, Taf. IX, Fig. 1 u. 2) dargestellten *Goniatites (Manticoceras) intumescens* B e y r. mit Aptychus-Verschluß aus dem Devon von Bicken

<sup>1</sup> R ü p p e l l (l. c.) erklärte allerdings nur die lamellosen, nicht aber die laeven Aptychen (vgl. bezüglich dieser p. 172) für ammonitenartige Opercula, wobei er die sie beherbergenden Ammonitengehäuse infolge ihrer dürftigen, abdruckhaften Erhaltung im Solenhofener Plattenkalk überdies für keine richtigen Ammoniten, sondern für Vertreter einer besonderen Molluskengruppe — „Pseudoammonites“ — hielt.

<sup>2</sup> In jüngster Zeit hat S t e i n m a n n (1925, Cephalopoden, p. 406—407) in Hinblick auf seine ursprüngliche Ansicht über die Aptychen (vgl. p. 179) freilich wieder ihre Deckelnatur einigermaßen angezweifelt.

<sup>3</sup> Auch K e f e r s t e i n (1862—66, p. 1431 u. 1434), der die zweiklappigen Aptychen als Nidamentaldrüsendeckel von Ammonitenweibchen betrachtet hat, zögerte nicht, die Anaptychen wegen ihrer auffälligen Übereinstimmung mit dem Querschnitt der Mundöffnung von Goniatiten und gewissen Ammoniten für echte Opercula davon zu halten.

<sup>4</sup> O w e n gibt durch seine Figur der Vorstellung Ausdruck, daß sich das in Verschlußstellung befindliche Aptychenoperculum an der Externseite nicht dicht der Gehäusewand anschloß, sondern hier eine Spalte zum Durchtritt des Atemwassers frei ließ,

<sup>5</sup> Vgl. auch S c h w a r z, 1894, p. 454.

(Nassau), das *Aptychus Beyrichi* Opp. in Verschußstellung zeigende *Haploceras elimatum* Opp. sp., das Rétowski (1891, p. 220 m. Fig.) beschrieben, auf die von Michael (1894, p. 697, Taf. LIV, Fig. 1a) erörterte *Oppelia steraspis* Opp. sp. mit ihrem lamellosen Aptychus und das gleichfalls opercular verschlossene *Psiloceras planorbe* Sow. sp. aus dem englischen Unterlias erwähnt werden, das Lepsius (1875, p. 57) im British Museum zu London (Coll. Ch. Moore) gesehen hat. Einige andere ebenso klar beweisene Ammonitenexemplare befinden sich im Münchener paläontologischen Museum (vgl. Favre, 1873, p. 8).

Der mitunter<sup>1</sup> erhobene Einwand, daß die Ausbildung verengter Wohnkammermündungen und von Seitenohren oder Ventralfortsätzen an denselben mit dem Vorhandensein von Opercula bei den Ammoniten nicht vereinbar sei, läßt sich leicht dadurch entkräften, daß ja die als Deckel funktionierenden Aptychen den Wohnkammerverschluß nicht unmittelbar an der Mündung, sondern meist wohl etwas hinter derselben und zwar in etwas schräger Stellung besorgten (vgl. Pia, 1923, p. 70).

Jenachdem man nun die Aptychen unter der Voraussetzung, daß sie also richtige Verschußdeckel gewesen, entweder mit dem Trichter oder einer Kopfkapsel oder mit dem ventral gelegenen freien Mantelteil der Ammonitiere in Verbindung bringen will, ergeben sich drei Sonderfälle der Operculartheorie, die wir jetzt der Reihe nach kurz zu betrachten haben:

a) Deecke (1912, p. 255—256) hat angenommen, daß die Aptychen eine in der Nähe des Trichterausschnittes, resp. am Trichter gelegene Deckelklappe gewesen seien, deren Paarigkeit durch eine Zweilappigkeit des Trichters — gleich der des *Nautilus* — bedingt sein dürfte. Indem das Trichterorgan dem Epipodium der Gastropoden entspreche, könne man in den Aptychen wohl auch ein Homologon zu den Opercula der Schnecken erblicken.

Die Unwahrscheinlichkeit, daß bei dem Sichzurückziehen des Tieres in die Wohnkammer die zwar ziemlich externwärts befindliche, aber vermutlich ventralseits doch noch vom freien Mantel umfaßte Trichterregion sich mit den Aptychen zuletzt — erst nach der Kopfkapsel und dem ventralen freien Mantel — über den Körper gelegt und so nun den Ammoniten gegen außen abgeschlossen habe, läßt uns diese Hypothese kaum plausibel erachten. Die Ungeeignetheit der Trichterregion zum Tragen des Aptychus hat übrigens, wie wir nebenbei erwähnen möchten, schon vor langem Reynès (1867, p. 41) empfunden.

b) Nachdem bereits 1845 Strickland (1845, p. 234) neben einer Erklärung der Anaptychen als Verhärtungen des Haftbandgürtels von Ammonoideen (vgl. p. 176) auch eine solche als homologes Organ der Nautilus-Kopfkapsel („ligamento-muscular disc“) erwogen und Keyserling (1846, p. 287) diese Deutung speziell für die paläozoischen Formen („Go-

<sup>1</sup> Vgl. z. B. bei Reynès, 1867, p. 43—44; Lepsius, 1875, p. 58; Steinmann, 1889, p. 44 und Zittel, 1885, p. 407.

niatiten-Opercula“) akzeptiert hatte,<sup>1</sup> haben sich in derartigem Sinne H o e v e n (1862, p. 22), S. P. W o o d w a r d (1851, p. 80), D e s l o n g c h a m p s jun. (1864, p. 184), L e p s i u s (1875, p. 58), O w e n (1878, p. 962), W r i g h t (1878—86, p. 185), H. W o o d w a r d (1885, p. 346) und zeitweilig auch S t e i n m a n n (1903, p. 296; 1907, p. 302 u. 344)<sup>2</sup> und wohl auch S c h w a r z (1894, p. 456 m. Fig. 1 u. 2), wenn wir ihn recht verstehen, ausgesprochen. Darnach wären also die Anaptychen und Aptychen hornige oder kalkige Ausscheidungen einer Kopfkapsel gewesen,<sup>3</sup> welche die Ammonoideen in ähnlicher Gestalt und Lage wie der *Nautilus* besessen haben sollen,<sup>4</sup> und die sich beim Rückzug des Tieres in die Wohnkammer — wenigstens nach der Ansicht der Mehrzahl der Genannten — als echte Opercula über dasselbe legten.<sup>5</sup> Zugunsten dieser Vermutung wurde die allgemeine habituelle Ähnlichkeit der Aptychen (resp. auch Anaptychen) sowohl mit der Vorderseite der Nautiluskapsel als mit der herzförmigen (innen ausgeschnittenen) Querschnittsform der Gehäusewohnkammern ins Treffen geführt, ferner auch die Aptychenstruktur und der Umstand, daß ja bei *Nautilus* eben die Kopfkapsel als Mündungsverschluß fungiere und daß sie sich zudem (vgl. L e p s i u s l. c.) durch viele sie imprägnierende Kalkkörnchen mit den kalkigen Aptychen verwandt erweise und auch eine deutlich vertiefte Symmetrielinie — analog der aptychalen „Harmonieline“ — zeige.

Auch A b e l hat kürzlich (1920, p. 179 u. 195) den Aptychenschalen eine ähnliche Deutung gegeben, indem er sie eher von einem der *Nautilus*-Kopfkapsel homologen als analogen Organ herleiten wollte.

Da wir nun aber für eine Kopfkapsel der *Ammonoidea* — falls eine solche dabei überhaupt vorhanden war<sup>6</sup> — schwerlich eine andere Orientierung in Tier und Gehäuse annehmen könnten, als sie *Nautilus* besitzt (vgl. S t r o m e r, 1909, p. 242), und sie demnach an der Intern-(Dorsal-)seite der Wohnkammer, bzgl. Mündung suchen müßten, die Aptychen aber, wie zahllose Funde erweisen, bei Zurückgezogenheit des Ammonitenkopfes ins Gehäuse sicher eine externe (ventrale) Position einnahmen, werden wir

<sup>1</sup> Für die Anaptychen ist diese Deutung auch von K e f e r s t e i n (1862—66, p. 1131 u. 1134) angenommen worden, während er die zweiklappigen Aptychen als Deckel der Nidamentaldrüse der Ammonoideen-Weibchen betrachten wollte (vgl. p. 177).

<sup>2</sup> Zum Unterschiede von S t e i n m a n n s früher dargelegter Ansicht (vgl. p. 179).

<sup>3</sup> D e s l o n g c h a m p s jun. (1864, p. 184—185) und gelegentlich auch Q u e n s t e d t (1867) haben dafür allerdings nicht die Bildung an der Oberfläche einer Kopfkapsel, sondern im Innern derselben erwogen.

<sup>4</sup> Wie der lebende *Nautilus* erkennen läßt, ist seine Kopfkapsel aus dem l., ganz dorsal gelegenen Tentakelpaar durch enorme Vergrößerung und Verschmelzung seiner beiden Scheiden hervorgegangen.

<sup>5</sup> Gastropodendeckeln würden die Aptychen dann natürlich nicht entsprechen (vgl. S t e i n m a n n, l. c.).

<sup>6</sup> Bei Ammoniten mit visierartig verengter, dorso-(interno-)laterale Ausschnitte zeigender Mündung wird man sich das Vorhandensein einer nautilusartigen Kopfkapsel überhaupt kaum vorstellen können (vgl. S t e i n m a n n, 1925 Cephalopoden, p. 406).

darin mit P i a (1923, p. 70) und S c h m i d t (1925, p. 353) ein entscheidendes Argument gegen die Kapuzenherkunft der Aptychen erblicken.<sup>1</sup>

c) Die dritte und unseres Erachtens allein richtige Deutung der Aptychen als Ammonoideen-Opercula weist ihnen ihren Platz auf dem Ventralteile des freien Mantels zu. Sie soll im folgenden Kapitel eingehend dargelegt werden.

#### b) Die funktionelle Bedeutung der Aptychen als dem ventralen Mantelteile der Ammonoideen aufsitzende Opercula.

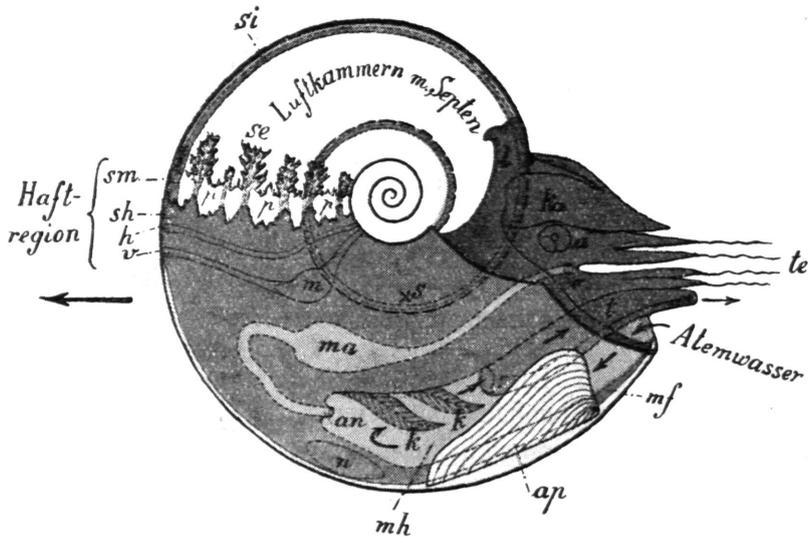
Nachdem bereits M i c h a e l (1894, p. 702) infolge der so häufig und geradezu gesetzmäßig zu beobachtenden ganz externseitigen Lagerung der Aptychen in den Ammonitenwohnkammern (sog. „Normalstellung“)<sup>2</sup> gezeigt hatte, daß nur eine solche ihrer Position bei Vorgestrecktsein des Tieres aus dem Gehäuse entsprechen könne, und daß daher die Aptychen unbedingt ventral- (extern-)wärts zurückklappende Opercula gewesen seien, hat P i a (1923, p. 69—70), anknüpfend an diese Befunde, erklärt, die Aptychen seien wahrscheinlich einer H a u t f a l t e des unter der Gehäuseexternseite befindlichen M a n t e l s aufgesessen. Im Sinne dieser Ansicht, die auch S c h m i d t (1925, p. 353) zu teilen scheint, und die nach unserem Dafürhalten die am besten, ja wir möchten sagen, die einzig befriedigende Erklärung für die Funktion dieser lange rätselhaft gewesenen Gebilde darstellt, haben sie mit der dorsal (intern) gelegenen Kopfkapuze ganz und gar nichts zu tun und dürfen ihr also nicht homologisiert werden.<sup>3</sup>

Wir haben durch zwei Skizzen (Textfig. 1 u. 2) diese ventrale Lage der Aptychen, die sie bei vorgestrecktem Ammonitenleib eingenommen haben

<sup>1</sup> Wären die Aptychen einer Kopfkappe von analoger Funktion und Lage wie der des *Nautilus* aufgesessen, so würden sie bei dem sich vorstreckenden Ammonitenleibe sich an der Innenseite der Schlußwindung und jedenfalls vorwärts der „Verschlußstellung“ befunden haben, eine Lagerung, die der tatsächlich so oft beobachteten „Normal-“ oder „Ventralstellung“ unserer Opercula geradezu entgegengesetzt ist und schon dadurch ihr Nichtzutreffen dokumentiert. Aber auch bei einer externen Lage der Kapuze (bei vorausgesetzter „endogastrischer“ Gehäusewindung), die ja aber wohl an und für sich schon durch die Externlage der Trichterausschnitte gewisser Ammonitengattungen widerlegt wird, müßte die Position der Aptychen — bei Vorstreckung des Tieres — zwar extern, aber doch wieder etwas vor der Verschlußstellung befindlich gewesen sein, ein Verhalten, das gleichfalls mit der wirklich konstatierten „Normalstellung“ in Widerspruch stehen dürfte.

<sup>2</sup> Wir wollen sie für gewöhnlich lieber als „Ventralstellung“ bezeichnen (vgl. p. 186). Von *Scaphites* hat sie bereits B u c h (1849, *Scaphites*, p. 566, Fig.) bildlich festgehalten.

<sup>3</sup> Vgl. P i a, l. c., p. 70 und S c h m i d t, l. c., p. 353. Dafür, daß etwa die Kopfkapuze bei den Ammoniten extern und demnach umgekehrt wie bei *Nautilus* orientiert gewesen sei, liegt nicht der geringste ernstliche Grund vor und wir würden dies so für äußerst unwahrscheinlich halten müssen (vgl. O w e n, 1878, p. 963 und S t r o m e r, 1909, p. 242 und die vorliegende Abhandlung p. 182 und 183, Fußnote 1).



Figur 1.

*Oppelia*, Gehäuse mit dem hypothetischen Tier in Schwimmstellung, einige Zeit nach Bildung des letzten Septums. Weichteile des Ammonitieres in grauem Raster-Ton (dunklergrau, soweit außerhalb, hellergrau, soweit innerhalb des Gehäuses).

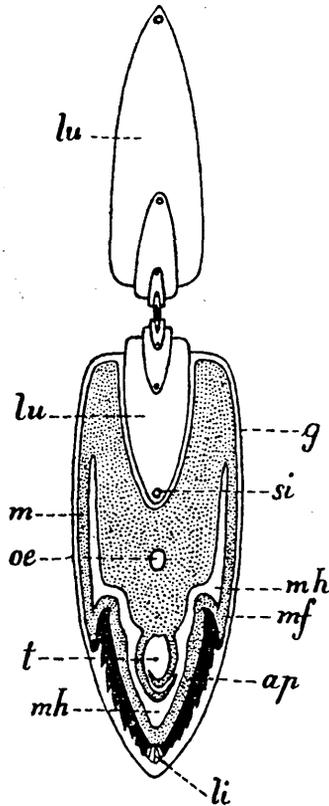
*a* = Auge, *an* = After, *ap* = Aptychus, *h* = hinteres Haftband, *k* = Kiemen, *ka* = Kopfkappe, *l* = dorsaler, über die Schale zurückgeschlagener Mantellappen, *m* = Schalen-(Haft-)muskel, *ma* = Magen, *mf* = freie, ventral gelegene Mantelfalte, *mh* = Mantelhöhle, *n* = Nidamentaldrüse des Weibchens, *o* = Mund, *p* = präseptale Gasmenge, *s* = Schwerpunkt des Tieres, in der Rückstoßrichtung des vom Trichter ausgestoßenen Wasserstrahles gelegen, *se* = letztes Septum, *sh* = Septalhaut, *si* = Siphon, *sm* = Septalhautmuskel, *t* = Trichter (Epipodium), *te* = Tentakel, *v* = vorderes Haftband (annulus).

In Anlehnung an M. Schmidt (1925) entworfen von F. Trauth.

dürften, anzudeuten versucht:<sup>1</sup> unmittelbar unter der externen Gehäuse-

<sup>1</sup> Die eine dieser Zeichnungen (Fig. 1), die das rekonstruierte Ammonitier in Seitenansicht zeigt, lehnt sich an die kürzlich von Schmidt (1925, p. 334, Textfig. 28) entworfene Skizze einer schwimmenden *Oppelia* an und setzt wie diese eine allgemeine biologische Analogie mit dem lebenden *Nautilus* voraus. Darstellungen des letzteren in Schwimmstellung sind 1897 von A. Willey, Letters from New Guinea on Nautilus and some other Organisms. Quart. Journ. of Microscop. Science Vol. 39 (New. Ser., London) p. 145, und 1901 von Bashford Dean, Notes on living Nautilus. The American Naturalist. Vol. XXXV. (Boston) p. 822, Fig. 1, geliefert worden.

Bezüglich der Haftbänder und des Haftmuskels folgen wir in unserer Rekonstruktion des Ammonitieres (*Oppelia*), Textfig. 1, gleichfalls der auf eingehendem Studium des rezenten *Nautilus* fußenden Darstellung Schmidt's und nicht der bekannten und in vielen paläontologischen Lehrbüchern (Zittel, 1885, Zittel-Broili, Stromer etc.) wiedergegebenen Waagens (1870, Taf. XL, Fig. 4, Abbildung einer *Oppelia steraspis*), nachdem kürzlich W. Janensch (Centralbl. f. Min. etc., Jahrg. 1923, p. 542) die so auffällige, von Waagen für den Haftmuskelrand gehaltene Linie an den Münchener Originalstücken als eine bloße Zusammendrückungskontur des Gehäuses erkannt hat.



Figur 2.

Querschnitt durch das Gehäuse eines Ammoniten (*Oppelia*) mit dem in der Wohnkammer enthaltenen Tiere. Dessen Weichteile punktiert.

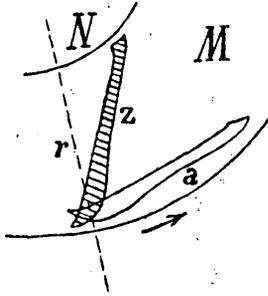
*g* = Gehäusewand, *lu* = Luftkammern, *si* = Sipho, *oe* = Oesophagus, *mh* = Mantelhöhle, *t* = Trichter, *m* = freier Mantel, *mf* = Mantelfalte, sich randlich über den Aptychus legend, *ap* (schwarz) = Aptychus, *li* = Ligament zwischen dessen beiden Valven.

wand dem dieser innen folgenden und bis zur Mündung vorreichenden<sup>1</sup> freien Mantel aufsitzend, und zwar etwas hinter der Wohnkammermündung, wie es sich ja auch *P i a* (l. c., p. 70) gedacht hat.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Da durch den Mantel die Bildung der Gehäusewand und deren — bei manchen Ammoniten vorkommenden — verschiedenartigen Mundrandfortsätzen erfolgt, möchten wir in Übereinstimmung mit *Steinmann* (1925 Cephalopoden, p. 397—402 und p. 407, Fig. 5) ein Vorreichen desselben bis an den Mundrand, ja in gewissen Fällen auch etwas darüber hinaus annehmen.

<sup>2</sup> *Schmidt* (1925 l. c. Textfig. 28 auf p. 334 und p. 353) nimmt eine noch weiter rückwärtige „Ventrallage“ des Aptychus an — fast schon in der Mitte der Wohnkammer, wo er ihn (resp. die beiden Valven) sich mit dem schmalen Ende durch Bindegewebe median an der Innenseite der Gehäuseexternwand befestigt denkt. Aus dieser Stellung in die „Verschlußstellung“ um jenen Fixpunkt umklappend, müßten die Aptychenvalven den zurückgezogenen Tierleib nach *Schmidt* l. c. etwa auf die hintersten  $\frac{3}{5}$  der Wohnkammer eingeschränkt haben, was uns fast als ein dafür zu enger Raum bedünkt; wir glauben mit einer Retraktion des Tieres in eine rel. geringere Entfernung von der Wohnkammermündung das Auslangen zu finden (vgl. unsere, einen laeven Aptychus [von

Dabei lag die gerade Symphysen-(Harmonie-)kante des *Aptychus* der inneren Medianlinie der Gehäusewand und seine Konvexfläche der Schalenwandung selbst unmittelbar an, wobei die Schmalseite der Aptychenvalven gegen rückwärts, die eingeschweifte breitere Seite gegen vorwärts und der lange konvexe Lateralrand aufwärts gerichtet waren. Wir nennen diese in der Literatur zuweilen (Michael, 1894, p. 701—702) als „Normallage“ der Aptychen bezeichnete Stellung nach der Orientierung der Ammonitenschale die „Ventralstellung“,<sup>1</sup> während wir die das zurückgezogene Tier abschließende mit Pia (l. c., p. 69) die „Verschlußstellung“ heißen (Textfig. 3).



Figur 3.

Längsschnitt durch die Wohnkammer eines *Aspidoceras longispinum* (Sow.), etwas seitlich von der Sagittalebene. Durchschnitte des Aptychus in Ventral- (a) und in Verschlußstellung (z).

N = Nabel, M = Mündung, r = ein Radius des Gehäuses.

Nach M. Schmidt (1905).

Daß die Aptychen längs ihres ebenerwähnten konvexen Lateralrandes und ihrer Schmalseite etwas von einer hier darübergreifenden Falte der Mantelhaut überlappt waren (vgl. Textfig. 2), geht aus den Struktur- und Zuwachsverhältnissen der Valven hervor, deren mittlere (bei den laeven und lamellosen Aptychen zelligmaschige) und äußere (die Konvexseite bedeckende) Schalenschichte nur von einer solchen abgelagert worden sein

*Aspidoceras*] in Ventral- und Verschlußstellung zeigende Textfig. 6 und 7, p. 195) Schmidt verweist in diesem Zusammenhange auch auf eine von Stieler (1923, p. 338) gemachte Äußerung, daß die oft ziemlich soliden verkalkten Aptychen ihm gerade da zu liegen scheinen, wo das Tier, wenn es für seine Bewegungen Ballast in der Schale je zu verstauen nötig hätte, ihn auch anbringen müßte — das wäre nach Schmidt in der Vertikalen unterhalb des Gesamtschwerpunktes des Ammoniten. Möchte dies ev. auch für manche Arten zweckmäßig gewesen sein, so halten wir diese Vermutung doch noch nicht für ausreichend durch Beobachtungen begründet. Bei Gattungen mit leichten Aptychen hätte sich deren Gewichtsbeitrag dabei auch wohl kaum nennenswert ausgewirkt.

<sup>1</sup> Zu den Ersten, welche die gesetzmäßige Häufigkeit dieser Position der Aptychen in den Ammonitenwohnkammern erkannten, gehörten Quenstedt (1846—49, p. 323) und Buch (1849, Aptychus, p. 365). Eine Darstellung dieser „Ventralstellung“ eines Opellen-Aptychus in Seitenansicht und im Querschnitt des Gehäuses findet sich bei Jhering (1881, p. 81, Textfig.), der allerdings diese Schalen nicht für ein Operculum, sondern für einen Nackenknorpel des Ammoniten hielt (vgl. p. 178).

kann. Die Innenschicht ist natürlich eine Ausscheidung des die Valvenkonkavfläche unterlagernde Mantels (vgl. p. 210 ff.).

Die Art und Weise, wie die Aptychenvalven beim Sichzurückziehen des Ammonitentieres in die Wohnkammer aus der sie gegeneinander geneigt (geklappt) zeigenden Ventralstellung in die Verschußstellung übergangen, können wir uns, anknüpfend an Pia's Darlegungen (l. c.), etwa folgendermaßen vorstellen: Sie wurden mit dem sie tragenden, die Mantelhöhle ventralseits umfassenden und wohl sehr muskulösen Mantel<sup>1</sup> von rückwärts über den zurückweichenden Trichter und Kopf gegen die Schalenmündung geschoben, um sich als Operculum schützend vor das Tier zu legen.<sup>2</sup>

Dabei kamen die bei der bisherigen Bewegung noch mehr minder stark gegen einander geneigt gebliebenen Valven — vermutlich unter der Wirkung eines sie an der Symphyse verbindenden elastischen Conchin-Ligaments — in eine mehr ausgebreitete, sich einem einheitlichen Gewölbe nähernde Stellung, in der sie durch den Zug des sie führenden muskulösen Mantels fest in den Wohnkammerquerschnitt — nahe hinter der Mündung — hineingepreßt wurden. Wie zuerst Schmidt (1905, p. 209 u. 210 Fig.; vgl. auch unsere Textfigur 3 [p. 186] u. 7 [p. 195]) klar festgestellt hat, ist diese Verschußlage — wenigstens in der Regel<sup>3</sup> — keine eigentlich radiale, sondern eine mehr schräge gewesen, indem der sich auf die Gehäuseinternseite stützende Aptychenrand („Internrand“) weiter vorwärts (mündungsnäher) zu liegen kam als der radial zurückgebliebene an der Externseite („Externrand“). Diese Erscheinung, welche damit zusammenhängt, daß die Aptychenlänge mit der Wohnkammerhöhe in der Regel nicht ganz übereinstimmt, sondern etwas größer ist, bedingt es, daß die randlichen Facetten der Aptychenklappen, mit denen sich diese in Verschußstellung der Extern-, Flanken- und Internwandung der Wohnkammer anschmiegen, gewöhnlich (deutlich bei dicken Klappen) schräg und nicht senkrecht mit den ihnen benachbarten Partien der Valvenkonvexfläche zusammentreffen (vgl. p. 186, Textfig. 3 und p. 195, Textfig. 7, ferner Schmidt 1905, p. 209). Wollte das Tier wieder aus dem Gehäuse hervorschauen, so mußte es wohl

<sup>1</sup> Vgl. Schwarz, 1894, p. 458. Eine stark muskulöse Beschaffenheit desselben nimmt auch Steinmann (1925 Cephalopoden, p. 408 u. Steinmann-Döderlein 1890, p. 388) an.

<sup>2</sup> Der *Aptychus* auf der bekannten, von Waagen (1870, Taf. XL, Fig. 4) gelieferten und dann in verschiedene Werke (Zittel, 1885, p. 403, Fig. 549; Zittel-Broili, 1921, p. 562, Fig. 1215, übergegangenen Darstellung der *Oppelia steraspis* befindet sich also wohl, wie wir Pia beipflichten möchten, in einer Art Zwischenstellung; dasselbe scheint uns auch für die Skizze Schmidt's (1925, p. 334, Fig. 28) zu gelten.

<sup>3</sup> Eine mehr radiale „Verschußstellung“ scheint nur der lamellose *Aptychus* in der *Oppelia subradiata* von Dundry einzunehmen, die S. P. Woodward dargestellt hat (vgl. p. 180).

zunächst den Deckel ein wenig lüften<sup>1</sup> und seine Valven etwas zusammenklappen, um — bei dem Vordrängen von Kopf und Trichter — den Mantel mit dem aufsitzenden Aptychus an die Externseite der sich gegen hinten zu etwas verengenden Wohnkammer zurückziehen zu können.

Solange die Ammonitendeckel noch hornig und elastisch waren, konnten sie infolge ihrer Biegsamkeit selbst als einheitliche Schalen (z. B. *Anaptychus* der Liasammoniten) dem geschilderten Bewegungsmechanismus (der von dem der Gastropoden-Opercula so grundverschieden ist) wohl ohne weiteres nachkommen, zumal bei den Ammonitengattungen mit extern relativ breiter und langsam anwachsender Wohnkammer.<sup>2</sup> Im Laufe der späteren Entwicklung ergab sich aber die Zweckmäßigkeit, ja — bei stärkerer Verengung der Wohnkammern — sogar die Notwendigkeit einer Teilung des Deckels in zwei, etwa nach Art einer Flügeltür zusammenklappbaren Hälften; gilt dies schon für die wohl noch hauptsächlich hornigen Aptychen der Harpoceren („*Cornei*“ autorum = *Cornaptychi* T r t h.), dann umsomehr für die durch die starke Verkalkung an und für sich steif gewordenen Valven der laeven und lamellosen Aptychen des höheren Jura und Neokoms. Von nun an kommt es höchstens nur mehr ganz ausnahmsweise zu einer neuerlichen sekundären Verwachsung der beiden Klappen, wie sie an dem eigenartigen *Aptychus Numida* C o q u. (nach uns = *Pteraptychus Numida* [C o q u.]) aus dem algerischen Aptien beobachtet und als sporadischer Einzelfall von dem *Aptychus* des *Scaphites spiniger* S c h l ü t. behauptet worden ist (vgl. p. 219, Fußnote 3); und was solche Scaphiten betrifft, so hat ja P i a (l. c., p. 70) übrigens mit Recht darauf verwiesen, daß bei ihnen der den Aptychus beherbergende Wohnkammerteil (insbesondere an der Externseite) auch wesentlich breiter sei als die Mündung.

Wenn S c h m i d t (1905, p. 210: 1925, p. 353) vermutet hat, daß die Aptychen mit ihrer Schmal-(Extern-)seite durch Bindegewebe an der Innenseite der Wohnkammer festgeheftet gewesen wären und nun um diese Stelle bei ihrem Lagewechsel (Übergang von der Ventral- in die Verschlussstellung und umgekehrt) eine Pendelung ausgeführt hätten, so möchten wir dazu bemerken, daß uns für diese ihre Bewegung eine unmittelbare Fixierung an der Schalenwandung keineswegs nötig erscheint und der freie Mantel als Träger der Aptychenvalven ihre Bewegung in der oben erwähnten Art vollkommen geregelt haben könnte. Sehen wir ja auch weder an einem der vielen uns vorgelegenen Aptychen noch an der Wohnkammerwandung eines der ihnen entsprechenden Ammoniten irgend eine ein solches Ligament andeutende Marke.

Die Bedeutung des Aptychus für die Ammonitentiere ist, wie ja heute wohl auch ziemlich allgemein angenommen wird, in dem Schutze zu suchen,

<sup>1</sup> O w e n (1878, p. 963, Taf. LX, Fig. 1) und S c h w a r z (1894, p. 459) dachten sich den Verschluss nicht völlig dicht, sondern so erfolgend, daß das Atemwasser stets zirkulieren konnte. O w e n, der den Aptychus einer intern gelegenen Kopfkappe aufsitzend denkt, nimmt hiefür das Vorhandensein einer offenbleibenden Spalte zwischen dem Externrand des Operculum und der Gehäuseaußenwand an.

<sup>2</sup> Wie es ja die liasischen Anaptychen-Besitzer sind.

den er ihnen bei ihrem Rückzug in das Gehäuse durch seine operkulare Verschlusstellung geboten hat, ein Schutz, der natürlich bei den relativ dickschaligen Valven (*Laevaptychus*, auch bei *Lamellaptychus*<sup>1</sup>) weitaus wirksamer gewesen sein muß als bei den zarten hornig-elastischen (*Anaptychus*, *Cornaptychus*<sup>2</sup>) und den dünnchalig-kalkigen (*Striaptychus*<sup>3</sup> etc.) Fand sich der Ammonit, sei es beim Schwimmen auf oder in dem Meere, sei es beim gelegentlichen Herumkriechen auf dem Meeresgrunde,<sup>4</sup> einem Angriffe oder sonst einer Bedrohung gegenüber, der er ohne Nieder- oder Auftauchen entgehen zu können empfand, so vermochte er seine exponierten Kopfteile in der Wohnkammer hinter dem Operculum zu verbergen. Besonders gefährdet erscheint uns aber das Tier in jenen „kritischen“ Lebensperioden gewesen zu sein, in denen es infolge seines fortschreitenden Wachstums an die Bildung eines Septums schreiten und dann gleich, um seine volle Bewegungs-(Tauch-)fähigkeit wieder zu gewinnen, unter Abscheidung eines präseptalen (vor dem eben verfertigten Septum befindlichen) Gasquantums, noch ein Stück im Gehäuse vorrücken mußte.<sup>5</sup>

Daß in diesen Perioden, welche die dabei des freien Schwimm- und Tauchvermögens beraubten Ammoniten wohl an ruhigen Plätzen des tieferen Meeresgrundes verbringen mochten, für sie eine operkulare Schutzvorrichtung mehr denn je nützlich war, liegt auf der Hand.<sup>6</sup>

Es könnte nun vielleicht naheliegend erscheinen anzunehmen, daß diese von der Septenbildung begleiteten Wachstumsphasen des Gehäuses auch mit solchen des Aptychus verknüpft gewesen seien, indem letzterer, sei es unmittelbar vor, sei es gleich anschließend an jene, seine Dimensionen der Wohnkammer gemäß vergrößert hätte (vgl. auch S c h w a r z, 1894, p. 456). Doch haben wir bei Vergleich der Septenzahl von Gehäusen aptychenbesitzender Ammonitengeschlechter mit den Zuwachszonen entsprechend großer Opercula keine Übereinstimmung der beiderlei Befunde bemerken können, so daß der eben ausgesprochene Gedanke doch nicht zutreffend erscheint.<sup>7</sup>

<sup>1</sup> Bezüglich dieses Typennamens vgl. p. 228.

<sup>2</sup> Bezüglich dieses Typennamens vgl. p. 228.

<sup>3</sup> Bezüglich dieses Typennamens vgl. p. 229.

<sup>4</sup> Über den pelagisch-nektonischen und andererseits den benthonischen Aufenthalt der Ammoniten vgl. namentlich die interessanten Darlegungen bei S c h m i d t, 1925, p. 354 und 355.

<sup>5</sup> Vgl. bes. S c h m i d t, 1925, p. 342 ff. und bezüglich des „präseptalen Gasvolumens“ auch unsere Textfig. 1 (p. 184).

<sup>6</sup> S c h w a r z (1894, p. 457 und 459) hat sich die mechanische Schutzwirkung der Aptychendeckel gelegentlich noch sekundär dadurch gesteigert gedacht, daß die die Zellräume der Mittelschicht gewisser Aptychen (bes. der *Laevaptychi*) einnehmende organische Substanz giftige oder übelriechende Gase abgesondert hätte, welche durch die feinen Porenkanäle an die Konvex-Oberfläche gelangt wären und auf eventuelle Feinde (besonders bohrende Algen) abschreckend gewirkt hätten.

<sup>7</sup> Speziell mittlere und größere lamellose Aptychen des Malm zeigten uns wesentlich weniger imbricate Rippen (die ja doch deren Zuwachszonen markieren) als entsprechend dimensionierte, darauf beziehbare *Oppelia*-Schalen Septen aufweisen. Allerdings könnte ja, so wird man vielleicht zunächst denken, bei diesen Aptychen etwa zu Lebzeiten der

Während also die in „Verschlußstellung“ befindlichen Aptychen Schutzdeckel für die Ammonitiere darstellten, könnten sie möglicherweise — insbesondere die eigentlichen zweiklappigen — auch in „Ventralstellung“ eine allerdings mehr indirekte, nebensächliche Funktion ausgeübt haben: eine gewisse Mitwirkung am Verschließen der Mantelhöhle unterhalb des Trichters, wenn durch diesen das verbrauchte Atemwasser ausgestoßen wurde, und somit eine Förderung des Schwimmvermögens. Man könnte sich nämlich vorstellen, daß die vom kompakten Tierleib zu den Aptychen herabziehenden und deren Lateralrand mit jenem oberwähnten (p. 186) Faltenlappen umfassenden Mantelpartien durch Muskelkontraktion die Valven gegen die Trichterregion emporgezogen hätten (vgl. die Textfig. 2). Dadurch könnte nun der gleich unter der letzteren gelegene Zugang des Atemwassers in die Mantelhöhle abgedichtet und das zum Ausstoß gelangende Wasser seinen Weg dabei ausschließlich durch den Trichter zu nehmen gezwungen worden sein. Wir müssen aber zugeben, daß dies alles eine bloße, durch paläontologische Beobachtung natürlich auch kaum zu erhärtende Hypothese ist.

Man kann keine zusammenfassende Darstellung über die biologische Bedeutung der Aptychen entwerfen, ohne des durch Michael (l. c.) bekannt gemachten Exemplares einer *Oppelia steraspis* Opp. aus dem Solenhofener Plattenkalke mit seinen zahlreichen (zirka 60), in der Wohnkammer enthaltenen aptychenführenden Jungen zu gedenken.<sup>1</sup> Lehrt uns doch dieser Fund aufs klarste, daß die durch Aptychen ausgezeichneten Ammoniten schon in den frühesten Jugendstadien solche typische Deckelchen trugen und zwar offenbar sowohl die Männchen als die Weibchen, nachdem ja all diese vielen winzigen Tierlein doch ganz unmöglich bloß einem Geschlechte angehört haben können. Bei einem dem Schutze des Gesamtieres dienenden Operkularapparat, als welchen wir die Aptychen bereits genügend kennen gelernt haben, ist dies Verhalten übrigens eine Selbstverständlichkeit.

Tiere eine Verwischung ihrer frühesten, jugendlichsten Lamellarrippen in der Wirbelregion stattgefunden haben, nachdem die von Michael (1894, Taf. LIV, Fig. 1c, 1d) abgebildeten, in der Wohnkammer einer *Oppelia steraspis* Opp. enthaltenen Brutaptychen eine für ihre Kleinheit ganz unerwartet hohe Rippenzahl darbieten. Doch wird man andererseits in den Schalen solch frühjugendlicher Tierchen schwerlich das Vorhandensein schon so vieler Kammerscheidewände annehmen können, als es ihrer Rippenzahl entspreche, und dies führt uns schließlich wieder zu einer Ablehnung des angedeuteten Gedankens der strengen Harmonie in den Wachstumsphasen von Gehäusen und Aptychen.

<sup>1</sup> Dies Stück ist also auch ein interessantes Dokument für die Brutpflege wenigstens gewisser Ammoniten, die demnach ihre Jungen im Wohnkammerraume mit sich herumführten, ähnlich wie dies heutzutage noch *Argonauta* tut (vgl. A. Lang, Lehrbuch d. vergleich. Anatomie d. wirbellos. Tiere, 2. Aufl.: Mollusca [Jena 1900], p. 103). Abel (1920) erklärt solche Ammoniten ausdrücklich für „vivipar“. Scalia (1922, Ammoniti, p. 37—39) versucht freilich das von Michael erörterte Objekt in ganz anderem Sinne zu deuten — zugunsten seiner den Aptychen eine Phyllocariden-Natur zuschreibenden Theorie (vgl. p. 174).

## c) Fossile Erhaltung der Aptychen.

Nach dem Tode dürften die Ammonitentierte infolge des Druckes der sich an ihrem hinteren Körperende ansammelnden Verwesungsgase mit dem Kopfe nach vorne aus der Schale herausgedrückt worden sein (vgl. Pia, l. c., p. 69), während der den Aptychus tragende Mantel ungefähr in der „Ventralstellung“ an der Externseite zurückblieb. Sanken die Tiere nun in diesem Zustande auf den Meeresgrund und wurden sie hier rasch genug und ohne viel herumgeworfen zu werden vom Bodenschlamme zugedeckt, so konnten sich ihre Aptychen in der „Ventrallage“ erhalten, die uns auch namentlich in Ablagerungen der Flachsee (Oberlias von Schwaben und Franken, Malm von Solenhofen etc.) nicht allzuseiten überliefert worden ist.<sup>1</sup> Daß infolge vielfacher Umlagerungen der untergesunkenen Gehäuse gleich vor und zu Beginn der Einbettung natürlich noch viel häufiger völlig unregelmäßige Positionen der Opercula in den Wohnkammern anzutreffen sind, wird gewiß niemand mit den Fossilisationsvorgängen Vertrauten überraschen. Die ganz sporadische Erhaltung von Ammoniten mit ihren Aptychen in der Verschlusstellung zeigt, daß die Chancen hiefür ganz außerordentlich geringe waren: Hier mußte das sich gerade am (seichten) Meeresboden hinter den Deckelschutz zurückgezogen habende Tier plötzlich vom Tode ereilt und fast sofort noch in dieser Stellung einsedimentiert worden sein, so daß die Verwesung nicht mehr die Frist fand, es aus dem Gehäuse vorzudrängen und mit ihm an die Seeoberfläche emporzuheben.<sup>2</sup>

Kam es dahin, daß die toten Ammoniten längere Zeit auf dem Meerespiegel mit ihren Gehäusen herumtrieben, so mußten sich diese natürlich endlich von den verwesenden Leibern und deren Aptychen loslösen und dies bedingt es, daß Schalen und Deckel so allgemein und ganz unabhängig von einander gefunden werden.<sup>3</sup>

Zeigt sich schon ein gewisser Unterschied in der Erhaltungsfähigkeit der Aptychen und anderseits der Ammoniten in den Ablagerungen der

<sup>1</sup> Für die Aptychen enthaltenden Ammoniten von Solenhofen nimmt Abel (1922, p. 471) an, daß sie noch lebend in die dortigen Lagunen des Jura-Meeres geschwemmt worden und erst nach Ablauf des Wassers zugrunde gegangen seien.

<sup>2</sup> Die Verwesungsgase könnten dabei eventuell auch durch zufällige Rupturen in der Wohnkammerwand entwichen sein.

<sup>3</sup> Vgl. dazu auch Deslongchamps jun. (1864, p. 187 ff.) Gegen eine Vermutung Janet's (1891, p. 913), daß sich das so häufige, getrennte Auftreten der Aptychen und ihrer Ammonitenschalen vielleicht z. T. dadurch erklären ließe, daß räuberische Fische (etwa Haie) die Ammonitentierte samt ihren Operkeln aus den Gehäusen herausgerissen hätten, um sie dann zu verschlingen, hat Chaper (1892, p. 114—117) ablehnende Stellung genommen. Nachdem er nämlich die Bedingungen, unter welchen sich die Aptychen in und mit der Ammonitenschale und andererseits wieder ohne sie erhalten mußten, im Allgemeinen erörtert hat, legt er dar, daß weder der Erhaltungszustand dieser Deckel in den Aptychenschichten für einen erfolgten Durchgang durch den Magen solcher Räuberspreche (keine Anätzung durch Verdauungssäfte!), noch auch ihr Vorkommen als eine Anhäufung in Koprolithen oder in Schlundausseparierungen angesehen werden könne, weshalb Janet's Meinung sicherlich unzutreffend sei.

Flachsee, indem bei letzteren die Steinkerne eine vorherrschende Bedeutung erlangen, bei den Aptychen (wenigstens bei den kalkigen) aber Schalenexemplare relativ viel öfter auftreten, so steigert sich dieser Gegensatz in den als „Aptychenkalk“ und „Aptychenmergel“ bekannten oberjurassisch-neokomen Tiefmeerabsätzen des alpin-mediterranen Gebietes (vgl. Steinmann, 1925, Tiefseeablagerungen, p. 438, 442) ins Extreme: Hier finden sich wohl noch ziemlich häufig — als Leitfossilien — die Aptychenklappen, mit der Schale oder als Steinkerne erhalten, während von den Ammoniten nichts anderes als seltene undeutlich-knollige Reste oder schattenhafte Abdrücke übriggeblieben sind, ein Beweis, daß hier die auflösende Kraft des tiefen Meeres (dank seinem Kohlensäuregehalt bei hohem hydrostatischen Druck) die auf den Meeresgrund hinuntergesunkenen Ammonitengehäuse weitaus heftiger angriff und zerstörte als die Aptychendeckel. (Zittel, 1885, p. 407 und Steinmann-Döderlein, 1890, p. 389.) Es ist dies offenbar ein Beweis für eine differente chemisch-physikalische Beschaffenheit dieser beiderlei Gebilde, von denen, wie Fuchs (1877, p. 2; 1883, p. 510—511; vgl. auch Steinmann 1925, Tiefseeablagerungen, p. 442) vor langem angenommen hat, die Aptychen etwa aus dem widerstandsfähigen Kalkspat, die Ammonitenschalen aber aus dem leicht löslichen Aragonit bestanden haben können.<sup>1</sup> Vielleicht wäre es aber auch denkbar und durch noch anzustellende analytische Prüfung zu erweisen, daß die kalkigen Aptychen ihr erwähntes Verhalten einem leichten Gehalte von phosphorsaurem Kalk zu verdanken gehabt hätten. Die von Schwarz (1894, p. 456) geäußerte und auch in Zittel-Broili's „Grundzügen“ (p. 529) angeführte Meinung, daß ein Teil der isoliert gefundenen Aptychenvalven vielleicht bei der Wachstumszunahme der Ammoniten abgeworfene Verschußstücke sein könnten, dünkt uns wenig wahrscheinlich.

## B) Morphologie der Aptychen.

### a) Neue Terminologie der Aptychenschalen und Größenverhältnisse derselben.

Obwohl sich die Paläontologen nun schon über ein Jahrhundert das Studium der Aptychen und die Unterscheidung ihrer „Arten“ angelegen sein lassen, hat deren Beschreibung bis heute überaus unter dem Fehlen einer morphologischen, die Schalen in allen ihren Teilen exakt erfassenden Terminologie gelitten. Wie es bei der so lange umstrittenen Natur dieser Gebilde begreiflich, ist ihnen von den verschiedenen Autoren jede nur mögliche Orientierung gegeben worden, jenachdem sie dieselben als Muscheln,

<sup>1</sup> Schwarz (1894, p. 457—458) hat sich, wie wir aber glauben, mit wenig Recht, gegen Fuchs' obige Idee ausgesprochen und vielmehr den Schutz der Aptychen vor der Auflösung durch das CO<sub>2</sub> des Meerwassers in einer von ihnen ausgeschiedenen, sie eng umgebenden „Gashülle“ gesucht, eine recht absurde Hypothese. Denn wie hätten sich so die Aptychen — nach dem Tode des Ammoniten — auf die Dauer vor der Lösungswirkung des Meereswassers bewahrt haben können?

innere Cephalopodenschalen, Ammonitenopercula etc. angesehen haben, und so kommt es, daß die auf die einzelnen Schalenpartien angewandten deskriptiven Fachausdrücke in der Literatur einen so schwankenden, verwirrend wechselnden Gebrauch finden und die Benützung dieses Schrifttums so unbequem gestalten.

Aus diesem Grunde ist es uns dringend erforderlich erschienen, zunächst eine einheitliche und leicht verständliche Bezeichnungsweise der Aptychenvalven zu entwerfen, welche alle bei einer genaueren „Art“- (Form-) Beschreibung in Betracht kommenden Parteien präzise charakterisieren läßt und dabei tunlichst auch auf die Stellung der Schalen als Verschußdeckel der Ammonitenwohnkammern Rücksicht nimmt.

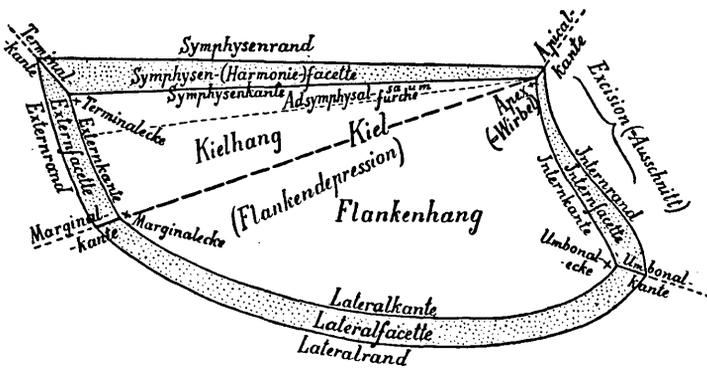


Fig. 4.

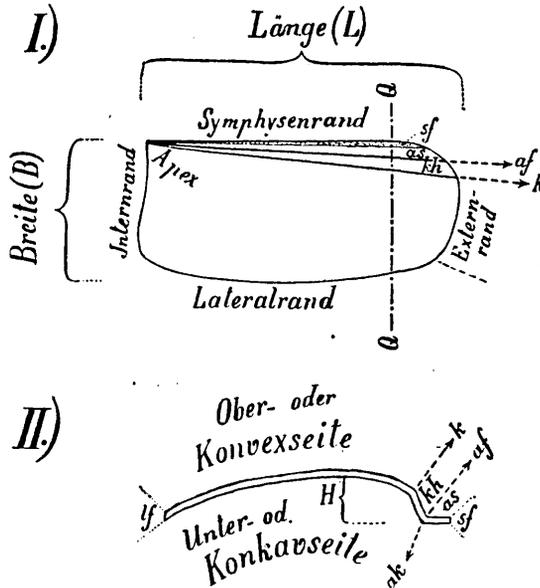
Schematische Darstellung der Konvexfläche (weiß) und der sie umgrenzenden Facettenflächen (punktiert) einer Aptychenvalve.

An der Hand einiger Figuren (Textfig. 4 u. 5) möge diese unsere Terminologie nun in Kürze erörtert werden.<sup>1</sup>

Die muschelförmige Gestalt jeder einzelnen Aptychenklappe bringt es mit sich, daß man an ihr zwei Hauptflächen (-seiten) zu unterscheiden hat, eine konvexe, die, wenn sich das Aptychenoperculum in „Verschlußstellung“ schützend vor das in die Wohnkammer zurückgezogene Ammonitentier gelegt hatte, von diesem weg gegen die offene Gehäusemündung blickte, und die andere konkave Fläche (Seite), welche dem Mantel des Tieres unmittelbar aufgewachsen war und demnach dem Tierleibe zugekehrt erschien. Deshalb könnte man eigentlich sinngemäß die erstere auch als die „Vorderseite oder -fläche“, die letztere als die „Hinter- (Rück-)seite oder -fläche“ bezeichnen (vgl. Hennig, 1913, p. 154); doch

<sup>1</sup> Erste Anwendung hat sie in der unlängst (1926) von Herrn Dr. L. R. Cox in London veröffentlichten Studie über den oberkretazischen *Aptychus spinosus* gefunden, indem sich Dr. Cox bei dessen Beschreibung hauptsächlich der ihm von uns hiefür brieflich mitgeteilten Termini bediente. Seither haben wir aber noch eine gewisse Ausgestaltung und Verbesserung dieses deskriptiven Begriffssystems vorgenommen, wie aus Obigem zu ersehen.

dünkt es uns für den praktischen Gebrauch bei der Beschreibung einer Klappe einfacher und zweckmäßiger von einer „Oberseite oder Konvexseite“ und einer „Unterseite oder Konkavseite“, respektive „-fläche“ zu sprechen (vgl. Textfig. 5, II). Die von Hennig (l. c., p. 154



Figur 5.

I. Ansicht der Ober- oder Konvexseite eines oberkretazischen Aptychus mit gut entwickelter Adsymphysalregion.

II. Querschnitt durch denselben nach der Linie Q—Q der vorigen Abbildung (I), stärker vergrößert.

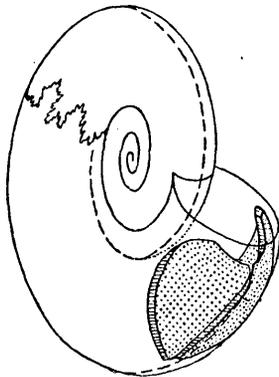
*lf* = Lateralfacette, *sf* = Symphysenfacette, beide so schmal, daß eine Unterscheidung von Lateralrand und -kante, resp. Symphysenrand und -kante fast belanglos wird; *k* = Kiel, *kh* = Kielhang, *af* = Adsymphysalfurche, *as* = Adsymphysalsaum, *ak* = Adsymphysalkiel, *H* = Wölbungshöhe der Valve.

m. Fußnote 1) hierfür in Analogie zu den Bivalvenschalen gewählte Benennung „Außen-“, respektive „Innenseite“ möchten wir vermeiden, um einer Verwechslung mit der Extern- und Internregion (-rand, -facette, -kante) der Valven, wie wir sie verstehen (vgl. im Folgenden p. 195 ff.), vorzubeugen.

In der sogenannten „Ventralstellung“ legten sich die Valven offenbar mit ihrer Konvex-(Ober-)fläche unmittelbar der ventralseitigen (externen) Wand der Wohnkammer von innen an, wogegen die dem Mantel aufsitzen- de Konkav-(Unter-)fläche naturgemäß wieder gegen den Weichkörper des Tieres — respektive gegen seine Mantelhöhle — hin gerichtet war (vgl. Textfig. 6).

Wenn die beiden Klappen ausgebreitet die Ammonitenschale verschlossen, stützten sie sich in der Medianebene des Gehäuses mit ihrer geraden Längsseite — der sogenannten Symphyse — an der sie offenkundig ligamentös miteinander verbunden waren, eng aneinander, und an ihrer sonstigen Peripherie schmiegtten sie sich von innen an die Wandung

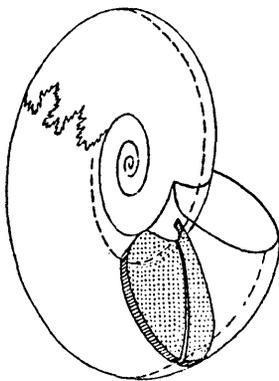
der Wohnkammer an und zwar an der Intern-, Flanken- (Lateral-) und Externseite (vgl. Textfig. 7). Daraus ergibt sich von selbst die von uns getroffene Unterscheidung einer Symphysen-, Intern-, Lateral- und Externregion (jeweils mit -rand, -facette und -kante) der Aptychenvalven (vgl. p. 193, Textfig. 4).



Figur 6.

*Aspidoceras* mit Aptychus in „Ventralstellung“.

Das erwähnte periphere Sichanschmiegen der Klappen aneinander und an die Wohnkammerwände erfolgt nun, wie wenigstens an relativ dickschaligen Formen (so insbesondere an den Laevaptychen des Oberjura) deutlich zu erkennen ist, durch die Ausbildung von besonderen, schmalen schrägen Seitenflächen zwischen der ausgedehnten Konvex- und Konkavfläche der Schalen, von „F a c e t t e n“.<sup>1</sup> Da dieselben mit der Konkavseite vorwiegend unter einem spitzen, dagegen mit der Konvexseite unter einem stumpfen Winkel zusammentreffen, sind sie von der ersteren schärfer geschieden als von der letzteren, so daß man sie auch gewissermaßen als



Figur 7.

*Aspidoceras* mit Aptychus in „Verschlußstellung“.

<sup>1</sup> Schmidt (1905, p. 209) hat sie als „schiefe Grenzflächen“ bezeichnet.

deren randlichen „Umschlag“ betrachten kann.<sup>1</sup> Demgemäß haben wir in einer Skizze (p. 193, Textfig. 4), welche die an der Konvexseite einer Aptychenvalve unterscheidbaren morphologischen Elemente schematisch zur Darstellung bringt, auch diese peripheren Facetten einbezogen und sie bloß durch eine feine Punktierung von der übrigen, eigentlichen Konvexfläche abgehoben.

Betrachten wir an der Hand dieser Zeichnung zunächst die letztere, so sehen wir sie von den Facetten durch bald mehr, bald minder deutlich entwickelte Kanten abgegrenzt und zwar der Reihe nach durch die Intern-, Lateral-, Extern- und Symphysenkante. Die Internkante ist — so wie ja überhaupt die ganze Internregion (Internfacette und -rand) — großenteils gegen den Apex hin konkav eingeschweift, um sich so in guter Passe bei Verschußstellung des Operculums an die vom vorletzten Gehäuseumgang gebildete Internwand der Wohnkammer anschmiegen zu können. Wir nennen diese Konkavität der ganzen Internregion (d. i. von Internkante, -facette und -rand) die *Excision* oder den „Ausschnitt“.

Die Lateralkante besitzt in der Regel einen flachbogenförmigen oder zum Teil auch geradeabgeflachten Verlauf; nur ganz selten — wie etwa beispielsweise bei manchen Stücken des *Aptychus angulicostatus* (Pet.) Pict. et Lor. (vgl. Pictet et Loriol, 1858; Taf. X, Fig. 4 u. 5a) — erweist sie sich dort, wo eine Flankendepression der Konvexfläche auf sie trifft, überaus schwach sinusartig (konkav) eingezogen. Von der Internkante erscheint sie fast stets deutlicher abgegrenzt als von der Externkante, in die sie häufig ohne irgend eine Unterbrechung übergeht, so daß man dann überhaupt nur von einer einheitlichen Lateral- + Externkante sprechen kann. Kommt es aber zu einer knickartigen (winkeligen) Scheidung der Internkante und Lateralkante, resp. der letzteren und der Externkante, so bezeichnen wir diese Stellen als die *Umbonalecke*, bezüglich *Marginallecke*<sup>2</sup> (vgl. die Textfig. 4). Die Externkante besitzt für gewöhnlich eine geradeabgeflachte oder sanftbogige Gestalt. Den Scheitel desjenigen — bald spitzen, bald annähernd rechten — Winkels, unter dem sie mit der geraden, von hier bis zum Apex ziehenden Symphysenkante zusammentrifft, heißen wir die „Terminalecke“. Zuweilen — wie insbesondere bei vielen oberkretazischen Aptychen (Striptychen, Rugaptychen etc., vgl. p. 243—245 und Sharpe, 1857, Taf. XXIV) — beobachtet man hier aber anstatt einer solchen Ecke ein bogenförmiges Einlenken des Extern- in den Symphysenrand.<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Diese Schrägstellung der Facetten ist, wie schon Schmidt (1905, p. 209) betont hat, durch die schiefe, nicht radiale Position des Aptychus-Operculum in der von ihm verschlossenen Ammonitenwohnkammer bedingt. Das verdeutlichen auch unsere beiden Textfiguren, p. 186, Fig. 3 und p. 195, Fig. 7.

<sup>2</sup> Nach ihrer Lage am „Umbo“, resp. am „Margo“ des Ammonitengehäuses während der Verschußstellung des Aptychus.

<sup>3</sup> Also ein „Eingezogensein“ oder „Rückspringen“ der Kontur, wenn man sich beide Valven längs der Symphyse dicht neben einander gelegt denkt.

Die Konvexseite ist entweder eine einheitliche, ziemlich gleichmäßig-sanft gewölbte Fläche — wie speziell bei den laeven (cellulosen) Aptychen des Malm (vgl. p. 228) —; oder sie weist ein vom Apex ausgehendes und mit der Symphysenkante einen kleineren oder größeren spitzen Winkel bildendes Wölbungsmaximum auf, den sogenannten „Kiel“. Es ist dies gewöhnlich eine Art stumpfabgerundete (kaum jemals eine wirklich scharfe) Kante, welche sich gewissermaßen mit einem Dachfirste vergleichen läßt, da von ihr aus die Valve sich in zwei Hangflächen oder Neigungsabfällen abdacht, einerseits im „Flankenhang“ (oder der „Flankenfläche“), der das Hauptareal der Schalenkonvexfläche einnimmt und sich zwischen dem Kiele und der Lateral- und Internkante ausdehnt, und andererseits im „Kielhang“, wie wir ihn nennen wollen, zwischen dem Kiel und der Symphysenkante.

Bei den lamellosen (imbricaten) Aptychen des Jura (z. B. *Aptychus lamellosus* Park.) und Neokom (z. B. *Aptychus Didayi* Coqu. und *A. angulicostatus* [Pet.] Pict. et Lor.) bezeichnet der Verlauf des Kieles im Allgemeinen auch recht gut die Grenze von Lateral- und Externregion (resp. -kante), indem er zwischen diesen beiden die Peripherie der Konvexfläche erreicht. Bei anderen Aptychenformen, insbesondere solchen der Oberkreide, liegt der Kiel — als die Region der kräftigsten Oberflächenwölbung<sup>1</sup> — oft viel näher gegen die Symphyse herangerückt, so daß dann der gegen diese, resp. gegen den bald zu besprechenden Adsymphysalsaum (vgl. p. 68) abfallende „Kielhang“ nur eine ganz schmale, an Flächenausdehnung völlig hinter dem nun rel. umso größer erscheinenden Flankenhang zurücktritt (vgl. die Textfig. 4 [p. 193]).

Eine auf der Konvex- und zwar speziell auf der Flankenfläche mancher Aptychen den Kiel vom Wirbel an begleitende und gegen die Peripherie (Lateralkante) an Breite zunehmende flachmuldige Einsenkung bezeichnen wir als die „Flankendepression“. Man findet sie besonders schön bei lamellosen Arten des Neokom (z. B. bei *Aptychus Didayi* Coqu., *A. angulicostatus* [Pet.] Pict. et Lor.) entwickelt.

Zwischen den Kielhang und die Symphyse (Symphysenkante) schaltet sich bei vielen Aptychen ein am Apex beginnendes und sich terminalwärts allmählich verbreiterndes, aber doch jedenfalls nur ganz schmales, saumartiges Schalen- oder Flächenstück ein, das durch eine stumpfwinkelige Abbiegung der Schale vom Kielhang weg entsteht, so daß es sich wie ein flaches Gesimse längs der Symphyse an das Hauptgewölbe der Klappen anlegt: der „Adsymphysalsaum“ unserer Terminologie (vgl. Text-

<sup>1</sup> Wir sagen der „kräftigsten“, nicht aber der „größten“ Wölbung, weil diese, die sog. „Wölbungshöhe“ der Valve (vgl. p. 204 u. p. 194, Textfig. 5, II.) bei diesen Oberkreideptychen keineswegs am „Kiele“ zu liegen braucht, sondern auch weiter lateralwärts, also in größere Winkeldistanz von der Symphysenkante postiert sein kann. Sie befindet sich dann sozusagen noch im Bereiche der Flankenfläche, die sich von hier dabei bloß ganz sanft zum „Kiele“ hin senkt, an dem nun erst die steile Abdachung gegen die Symphyse (resp. den Adsymphysalsaum), also der „Kielhang“ beginnt.

fig. 4 u. 5).<sup>1</sup> Es ist klar, daß er sich auf der Ober-(Konvex-)seite einer Schale (Valve) durch eine Hohlform von dem Kielhange abgrenzen muß — durch die „*Adsymphysalfurche*“, wie wir sie nennen möchten, während dieser an der Unter-(Konkav-)seite naturgemäß eine (freilich zumeist eher abgerundete als scharfe) Kiel- oder Kantenbildung entsprechen muß, der „*Adsymphysalkiel*“ unserer Bezeichnungsweise (verdeutlicht durch Textfig. 4 u. 5). Mitunter ist er durch den Besitz einiger wie er selbst „radial“ verlaufender, sekundärer „Längsrippen“ oder „-linien“ ausgezeichnet (vgl. *Quenstedt*, 1843, p. 256). Auch die *Adsymphysalfurchen* der Konvexseite können zuweilen von derartigen „Längslinien“ begleitet sein.

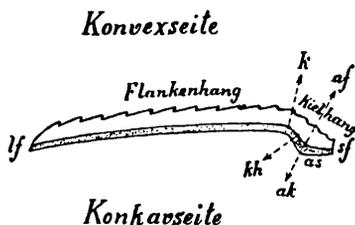
Wie es an einer festgefühten Gesamtvalve zur Ausbildung eines *Adsymphysalsaumes* kommen kann, so kann dies auch an einzelnen Schichtlagen einer Klappe der Fall sein. Das erkennt man wenigstens deutlich an vielen *Aptychen* (*Cornaptychus*, vgl. p. 214) des Oberlias, welche aus einer ursprünglich hornig gewesenen und meist kohlig erhaltenen membranartig dünnen Unterschicht und aus einer sich davon leicht lösenden, etwas dickeren kalkigen Oberschicht bestehen. Hier zeigt die erstere gewöhnlich einen überaus typischen *Adsymphysalsaum* mit einer entsprechenden *Adsymphysalfurche* an der Oberseite, resp. einem *Adsymphysalkiel* an ihrer Unterseite,<sup>2</sup> während die kalkige Oberschicht zwar an ihrer Unter-(Konkav-)fläche als Abbild des ebenerwähnten Saumes und der Furche eine solche *Adsymphysalsaumfläche* — samt einem *Adsymphysalkiel* — wahrnehmen läßt, dagegen im Allgemeinen nicht mehr an ihrer Ober-(Konvex-)fläche, wo ein solcher Saum (mit einer *Adsymphysalfurche*) vollständig fehlt oder höchstens durch eine leichte Ablenkung des Kielhanggefälles ganz schwach angedeutet erscheint (vgl. Textfig. 8).<sup>3</sup> Diese Entwicklung der *Adsymphysalregion* bei den Oberlias-*Aptychen* läßt sich auch aus den vielen trefflichen Abbildungen solcher Valven in den verschiedenen Abhandlungen *Quenstedt's* (1846—49; 1858; 1883—85) klar ansehen. Bei den durch fortschreitende Schalenverdickung und -verkalkung aus diesen „*Cornaptychen*“ hervorgegangenen lamellosen *Aptychen* des höheren Jura (z. B. *Aptychus la-*

<sup>1</sup> Wenn *Sharpe* (1857, p. 19 u. 54) gelegentlich vermutet hat, daß sich die beiden Valven — wenigstens seiner oberkretazischen *Aptychen* — am lebenden Ammonitentiere längs der Symphyse etwas übereinander schoben, so daß sich ihre *Adsymphysalsäume* über-, resp. untergriffen, so möchten wir diese Ansicht für recht unwahrscheinlich halten. Denn es hätte ja bei einem solchen Verhalten wohl zu einer schwer vorstellbaren Zerrung des an den beiden Symphysefacetten befestigten und die Klappen miteinander verbindenden Ligamentbandes und des sie tragenden Mantels kommen müssen. Eine ähnliche Ansicht wie *Sharpe* hat übrigens auch *Blackmore* (1896, p. 530—532) — freilich unter der Voraussetzung, daß die *Aptychen* *Belemiten-Proostraca* seien — ausgesprochen.

<sup>2</sup> Der Innenabdruck (Steinkern) dieser Innenschicht liefert natürlich wieder als Gegendruck einen „Saum“ mit ihm gegen den Kielhang begrenzender „*Adsymphysalfurche*“.

<sup>3</sup> Bei der durch imbricate Berippung gekennzeichneten Oberschicht eines solchen oberliasischen *Aptychus*, die *Meyer* (1833, Taf. II, Fig. 21 b) im Querschnitt dargestellt hat, dürfte die *Adsymphysalsaumbildung* der Konvexseite übertrieben deutlich repräsentiert sein. Wenigstens finde ich die vielen Abbildungen solcher Formen in *Quenstedt's* Werken damit diesbezüglich nicht in Einklang.

*mellosus* Park.) und Neokom (z. B. *A. Didayi* Coqu., *A. angulicostatus* [Pet.] Pict. et Lor.), deren Einzelschichten fest miteinander verwachsen sind und durch die Fossilisation fast nie voneinander losgelöst werden, findet man zwar an der Unter-(Konkav-)fläche der Klappen gewöhnlich einen recht



Figur 8.

Schematischer Querschnitt durch einen oberliasischen *Cornaptychus*, übertrieben dick gezeichnet. Die an der Konvexseite imbricat berippte kalkige Oberschicht weiß, die hornige Unterschicht punktiert.

*sf* = Symphysenfacette, *lf* = Lateralfacette, *k* = Kiel (besonders deutlich an der Unterseite), *kh* = Kielhang der Unterschicht, *as* = Adsymphysalsaum der Unterschicht, *ak* = Adsymphysalkiel an der Unterseite der Unterschicht und auch an der Unterseite der Oberschicht.

charakteristischen Adsymphysalsaum und -kiel ausgeprägt,<sup>1</sup> hingegen an der Ober-(Konvex-)fläche höchstens wiederum nur eine schwache Andeutung von Adsymphysalsaum und -furche, bewirkt durch eine entsprechende randliche Ablenkung des Kielhanggefälles und durch ein Sichverwischen oder Ausklingen der lamellären Berippung knapp an der Symphyse.<sup>2</sup> Ähnlich ist auch das Verhalten der besonders dickschaligen und festen Laevaptychen des Malm (z. B. *Aptychus laevis* H. v. M.): deren Konvexfläche läßt jede Spur eines Adsymphysalsaumes missen, hingegen zeigt die Unterseite nicht selten knapp neben dem Symphysenrand einen schmalen, mitunter etwas eingetieften Adsymphysalsaum, den eine schwache Kante („Adsymphysalkiel“) von der übrigen Konkavfläche der Valve absetzt.<sup>3</sup> Sehr typisch zeigt sich die Adsymphysalregion an der Ober- und Unterfläche der meisten zartschaligen Oberkreideaptychen entwickelt (vgl. Sharpé, 1857, Taf. XXIV und unsere Textfig. 5 [p. 194]).

Die Valvenkonvexseite gewisser Aptychentypen (z. B. der Laevaptychen des Malm, der Lissaptychen der Oberkreide [vgl. p. 231]), erscheint völlig glatt, während sie bei anderen durch eine deutliche

<sup>1</sup> An den Steinkernen (Innenabdrücken) solcher Valven, wie sich besonders schön an Solenhofener Stücken beobachten läßt, natürlich einen Adsymphysalsaum mit ihm vom Kielhang scheidender „Furche“.

<sup>2</sup> Die geschilderte Ausbildung der Adsymphysalregion bei den Lamellaptychen des süddeutschen Malm kommt, freilich ohne terminologisch präzise festgehalten zu sein, bereits in den Darstellungen von Ruppel (1829, Taf. I, Fig. 1) und Oppel (1863, p. 252, Taf. 69, Fig. 2, p. 251, Taf. 68, Fig. 6—7, p. 256) zur Geltung.

<sup>3</sup> Vgl. auch Oppel, 1863, p. 260, Taf. 73, Fig. 4c; darnach können sich bei solchen Laevaptychen hier mitunter auch zwei derartige nebeneinander liegende Kanten (Adsymphysalkiele) einstellen.

Skulptur ausgezeichnet ist: so besitzen hier beispielsweise die Cornaptychen des Oberlias und die Lamellaptychen des höheren Jura und Neokom eine konzentrisch um den Wirbel anwachsende rel. groblamelläre „Berippung“; die Rugaptychen der Oberkreide (*Aptychus rugosus* Sharpe) eine aus geknoteten Rippen bestehende; die Anaptychen des Lias — wie die Oberseite der Unterschicht der Cornaptychen — und die Striaptychen der Oberkreide eine konzentrisch-feinstreifige bis -runzelige; einzelne Formen (z. B. *Aptychus cretaceus* bei Reuss, 1845, Taf. VII, Fig. 13, = *Striaptychus radiosus* Trth. n. n.) eine vom Wirbel ausstrahlende Radialstreifung; manche eine feinere oder gröbere Granulierung (die zu den Perisphincten gehörigen „granulösen“ Aptychen; ferner z. B. der *Striaptychus spinigeri* Trth., abgebildet bei Schlüter, 1871—72, Taf. XXV, Fig. 7) und endlich vereinzelte (der *Aptychus* [= *Spinaptychus* Trth.] *spinosus* Cox, vgl. Cox, 1926, Taf. XXIV) eine dornige Warzenbildung.

Bezüglich der lamellären Skulpturart wäre noch zu bemerken, daß deren Rippen häufig — zumal bei den jurassischen und neokomen „Lamellaptychen“ — eine sogenannte „imbricate“ Stellung aufweisen, indem sie sich mit einem gegen den Lateral-, resp. Externrand gerichteten Hauptabfall, Dachziegel- oder -schindelreihen vergleichbar, an einander schließen, so daß sich jede später zugewachsene Rippe über die früher gebildete legt (vgl. Textfig. 2). Der Erste, der dem Charakteristischen dieser Erscheinung zeichnerischen Ausdruck gegeben, ist Deslongchamps (1835, Münsteria, Taf. II, Fig. 14) gewesen.<sup>1</sup>

Ein hakiges Rückbiegen der von dem Flankenhang über den Kiel auf den Kielhang übertretenden Rippen („Rückläufigkeit“ bei Peters, 1854, „chevrons“ bei Pictet et Loriol, 1858) findet sich namentlich bei den neokomen Lamellaptychen der *Didayi-angulicostatus*-Sippe und als große Seltenheit auch bei oberkretazischen Rugaptychen (*Aptychus insignis* Héb. bei Hébert, 1855, Taf. XXVIII, Fig. 6).<sup>2</sup>

Mit einer markanten Entwicklung der Rippen geht naturgemäß auch eine solche der sie trennenden Zwischenfurchen Hand in Hand, was wir namentlich an den jurassisch-neokomen Lamellaptychen schön beobachten können. Bei den diesen nahestehenden „punctaten“ Formen (= *Punctaptychus* [z. B. *Aptychus punctatus* Voltz, *A. profundus* Stopp.]) legt sich jede einzelne Rippe mit ihrem Oberrande gewöhnlich derart über die ihr jeweils vorausgehende, daß die Weitung der Zwischenfurchen — abgesehen von einer stets noch vorhanden bleibenden seichten Trennungslinie — bis auf punktförmige Löchlein oder Grübchen („Punktgrübchen“, bei Peters, 1854) zugedeckt wird (vgl. Meneghini e Bornemann,

<sup>1</sup> Als einen ganz ungewohnten Ausnahmefall beobachteten wir eine gewissermaßen „inverse Imbrication“ an einem *Striaptychus cf. cretaceus* (Münst.), vgl. p. 229, Fußnote <sup>2</sup>.

<sup>2</sup> Wegen dieses Rippenverlaufes hat O'Connell (1921, p. 5) den *Aptychus insignis* Héb. irrthümlich der *Didayi*-Gruppe zugezählt.

1876, Taf. IV, Fig. 4 a—4 b; Meneghini, 1867—81, Taf. XXV, Fig. 4, 5, 7 a, 7 b).<sup>1</sup>

Wenn wir uns nun der Betrachtung der die Aptychenvalven säumenden „Facetten“ zuwenden (vgl. Textfig. 4 [p. 193]), so haben wir dabei analog wie bei den oben besprochenen „Kanten“ an der Peripherie der Konvexfläche eine Intern-, Lateral-, Extern- und eine Symphyse- oder Harmoniefacette zu unterscheiden. Die sie von einander trennenden Kanten nennen wir die Apical-, Umbonal-, Marginal- und Terminalkante, je nach ihrer Nachbarschaft zu den analogen Ecken. Daß bei allmählichem, in Rundung erfolgendem Übergang nachbarlicher Facetten die Ausbildung dieser Kanten unterbleibt, ist wohl selbstverständlich, und zwar gilt dies namentlich für die marginale, die sich besonders oft und leicht verwischt. Die Intern-, Lateral- und Externfacetten erscheinen gewöhnlich abgeflacht und nicht oder kaum gewölbt.

Die Symphysefacette ist zwar auch meist eben — so in ihrer rel. breitflächigen Ausbildung bei den oberjurassischen Laevaptychen oder in ihrer ganz schmalen Entwicklung bei den meisten gleichalterigen Lamellaptychen —, mitunter aber — so bei den neokomen Lamellaptychen (*Aptychus Didayi*, *A. angulicostatus*) zeigt sie sich deutlich rinnenförmig ausgetieft, offenbar, um einem beide Valven verbindenden Ligament eine bessere Ansatzmöglichkeit zu bieten.<sup>2</sup> Demselben Zwecke dienten wohl auch die bei den letztgenannten Aptychen rel. stark aufragenden und dadurch die Symphysegraben sozusagen tiefmachenden beiden Längsbegrenzungen derselben (Symphysekante und -rand<sup>3</sup>) und ferner auch gelegentlich auf der Facette vorkommende zarte Längs- und Querstreifen, resp. -runzeln.

Daß die beiden Klappen der Aptychen an ihrer Symphyse, wie eben erwähnt, durch ein elastisches Band (Ligament) mit einander verbunden waren, ist eine ziemlich allgemein akzeptierte Ansicht (vgl. Meyer, 1831, p. 393; Deslongchamps, 1835 Münsteria, p. 62; Darwin, 1951, p. 4; Meek, 1864, p. 119, Fußnote 1<sup>4</sup>; Steinmann, 1888,

<sup>1</sup> Die charakteristischen Figuren Meneghini's und Bornemann's sind ferner auch in Zittel, 1885, p. 402, Fig. 548 und Zittel-Broili, 1921, p. 529, Fig. 1131, reproduziert worden.

<sup>2</sup> Auf die rinnenförmige Austiefung der Symphysefacette mancher Aptychen haben bereits Meyer (1831, p. 393), Bronn (1851—52), Giebel (1852), Pictet (1867) und Gallinek (1897, p. 387: „Symphyse“- oder „Ligamentfurche“) aufmerksam gemacht. Wenn die drei Erstgenannten bemerken, daß einer solchen Rinne (Hohlkehle) einer Valve, eine korrespondierende leisten- oder zahnartige Erhabenheit der Gegenklappe entspreche, so haben wir dies an dem uns vorgelegenen Aptychenmaterial eigentlich nirgends bestätigen können, und wir möchten eher glauben, daß auch diese Gegenvalve gewöhnlich gleichfalls eine Furche besaß.

<sup>3</sup> Derartige Randauftragungen der Harmoniefacette sind von Hennig (1913) als „Innenleiste“ und von O'Connell (1921) als „bevelled edge“ bezeichnet worden.

<sup>4</sup> Daß die Verbindung der beiden Valven eine gelenkige („Anchylose“) gewesen sei, hat Meek, 1885, p. 438—440 ausgesprochen, wobei er allerdings dabei an zwei mit einander artikulierende Unterkieferhälften von Ammoniten dachte.

p. 45<sup>1</sup>; Schwarz, 1894, p. 457, Fig. 3 u. p. 458<sup>2</sup>; Pia, 1923, p. 70). Vielleicht hatte es z. T. knorpelige (Parkinson, 1811), vielleicht z. T. conchinartige oder hornige Beschaffenheit.<sup>3</sup>

Im Gegensatz zu den die „Facetten“ von der übrigen Valvenkonvexfläche scheidenden „Kanten“ (Internkante etc.) bezeichnen wir ihre schärfere, kantige Begrenzungslinie gegen die Valvenkonkavfläche als den „Intern-, Lateral-, Extern- und Symphysenrand“,<sup>4</sup> die nun — analog wie jene „Kanten“ und die „Facetten“ — bald deutlich individualisiert, bald wieder miteinander verschmolzen sein können (u. zw. besonders der Lateral- und Externrand). Bei dickschaligen Aptychen — so vorzüglich bei den Laevaptychen des Malm — ist die Unterscheidung der besagten „Kanten“ von den „Rändern“ infolge der Breite und Deutlichkeit der Facetten eine augenfällige. Anders steht allerdings die Sache, wenn die Aptychenschalen dünn und die Facetten demgemäß schmal und nicht mehr deutlich durch „Kanten“ von der Konvexfläche abgehoben erscheinen. In solchen Fällen wird man natürlich weniger oder überhaupt nicht mehr die Notwendigkeit empfinden, die Selbständigkeit der besagten „Kanten“ und „Ränder“ zu betonen und in der Praxis — bei der Beschreibung derartiger Klappen — mit der Anwendung des letzteren Terminus („Intern-, Lateral-, Extern-, Symphysenrand“) allein das Auslangen finden.

Die Konkavseite der Aptychenvalven gibt uns zu besonderen Bemerkungen nur wenig Anlaß. Sie stellt diejenige Fläche dar, an welcher die Unterschichte der Aptychen dem fleischigen, muskulösen Mantel des Ammonitieres aufsaß, der ja so die Ablagerung dieser Schichte herbeiführte. Das allmähliche, vom Wirbel aus an der Schalenperipherie fortschreitende Wachstum spiegelt sich deutlich in den die Konkavseite einnehmenden feinen, konzentrischen Anwachsstreifen oder -runzeln, deren

<sup>1</sup> Indem Steinmann (1889, p. 45, vgl. unsere Abhandlung, p. 24) den Aptychus für ein an der Basis des Trichters der Ammoniten sitzendes und dieses Organ stützendes inneres Knorpelpaar hielt, dachte er, daß seine beiden verkalkten Valven durch das sie an der Symphyse verbindende Ligament und ferner durch eine sie an der Konkavseite unterlagernde, einheitliche elastische Conchylolinplatte (*Anaptychus* des Lias, *Synaptychus* der Oberkreide [angeblich bei Scaphiten]) aufgeklappt, dagegen durch die Kontraktion von dort inserierenden kräftigen Muskeln zusammengeklappt werden konnten, daß diese elastische Conchinplatte wohl auch noch zum Schließen der Mantelspalte diene und daß endlich die Ausbildung dieser einheitlichen Platte bei den Ammoniten überhaupt eine Verwachsung der beiden ursprünglich getrennt gewesenen Trichterhälften herbeigeführt habe. Da wir den Aptychen eine andere anatomische Deutung geben als Steinmann, entfällt für uns die Annahme dieser von ihm an seine Hypothese geknüpften Bemerkungen.

<sup>2</sup> Schwarz (l. c., p. 458) fiel nur auf, daß die in seinem Schlibfbild (Fig. 3) sichtbaren angeblichen Ligamentgrübchen an der Symphyse sich nicht an die Schalenoberfläche zu öffnen schienen.

<sup>3</sup> Zittel (1868, p. 50) wollte das Vorhandensein eines solchen Bandes leugnen, doch sprechen sicher gewichtige Gründe für dasselbe.

<sup>4</sup> Die Notwendigkeit einer solchen Unterscheidung zwischen den obigen „Kanten“ und „Rändern“ hat schon Quenstedt (1846—49, p. 307) empfunden, der an der lateralen Peripherie des *Aptychus laevis* die „stumpfe Kante“ dem „scharfen Endsaume“ gegenüberstellte.

Verlauf aber keineswegs mit dem der konzentrischen Rippen der Konvexseite volle Übereinstimmung darbietet;<sup>1</sup> denn die in ihrem regelmäßigen Kurvenschwunge gestaltlich eher den Wachstumsstreifen von Muscheln vergleichbaren Zuwachslinien zeigen nie die relative Streckung und das randliche Ausstreichen oder die hakigen Abbiegungen, wie sie die erwähnten Rippen so häufig wahrnehmen lassen (z. B. bei *Aptychus Didayi*, *A. angulicostatus* etc.).

Nicht selten kann man auf der Konkavfläche auch eine die Anwachslineien kreuzende, feine Radialstreifung erkennen, wofür viele Exemplare der oberjurassischen Laevaptychen einen guten Beleg darstellen (vgl. O p p e l, 1863, p. 257, Taf. 72, Fig. 1a). Bei dem *Aptychus aporus* O p p. hat O p p e l (1863, p. 258, Taf. 73, Fig. 4c) hier neben der Symphyse eine schmale, seichte, radiale Einsenkung angetroffen. An einer von F r i t s c h (1910, p. 14, Taf. 5, Fig. 9 u. 9') als *Aptychus radiatus* F r. beschriebenen, oberkretazischen Schale (= *Striaptychus Vinarensis* T r t h. n. n.) sieht man zarte, radiale, sich lateral- und externwärts mehrfach verzweigende Streifen, die wir für Gefäßeindrücke des Mantels halten möchten. Von der Ausbildung eines Adsymphysalsaumes und eines ihn begrenzenden Adsymphysalkieles ist bereits früher die Rede gewesen. Es ist klar, daß Steinkerne alle diese Eigenschaften der Aptychenvalven im Gegendrucke ebenso deutlich überliefern können wie die Konkavseite der Schale selber.

Was nun noch im Übrigen die morphologische Terminologie der einschaligen *Anaptychen* s. l.<sup>2</sup> betrifft, so läßt sie sich in aller-einfachster Weise aus der vorhin für die Aptychenklappen geprägten ableiten. Von selbst ergeben sich auch hiefür die Begriffe Intern-, Lateral- und Externrand oder -kante, Wirbel, Umbonal-, Marginal- und Terminalecke. Letztere bezeichnet bei gewissen, Arietiten angehörigen und durch einen externen Vorsprung (der dem Arietitenkiel entspricht) ausgezeichneten Anaptychen die Spitze dieses Vorsprunget (vgl. W r i g h t, 1878—86, Taf. LXXXVIII, Fig. 3). An Stelle der Symphyse wird man von der Symmetrieebene des Anaptychus sprechen. Der von den beiderseitigen Internrändern umfaßte, in den Anaptychus einspringende freie Raum, welcher durch die Externwölbung der vorletzten Windung des Ammonitengehäuses bedingt ist, soll der „A u s s c h n i t t“ oder die „E x c i s i o n“ heißen. Die Aneinanderfügung von konzentrischen Rippenstreifen der Konvexseite oder der feinen Zuwachsstreifen der Konkavseite erfolgt um die Apexstelle als Zentrum. Interessant ist das Vorkommen von schwielenartigen Stellen an der

<sup>1</sup> Vgl. auch Q u e n s t e d t, 1867, p. 459.

<sup>2</sup> Dieselben umfassen zunächst gewisse, im Paläozoicum gefundene und offenbar auf Goniatiten beziehbare Opercula, die man zum Unterschiede von den liasischen zweckmäßig etwa „*Palanaptychus*“ nennen könnte, dann die eben erwähnten aus dem Lias, die den Ammonitengeschlechtern *Psiloceras*, *Aegoceras*, *Arietites* und *Amalthus* zugehörig, als „*Anaptychus* s. str.“ bezeichnet seien, und endlich den vermutlich durch sekundäre Verwachsung eines zweiklappigen Operculum entstandenen kretazischen *Aptychus Numida* C o q u., den wir zum Vertreter eines besonderen Typus, „*Pteraptychus*“, machen (vergleiche p. 232).

Konkavseite eines durch Wright (l. c., Taf. LXXXVIII, Fig. 4) bekannt gemachten großen *Anaptychus*, die dieser Paläontologe für Muskelansätze halten wollte.

Die völlige oder doch fast völlige morphologische Übereinstimmung der jeweils zusammengehörigen beiden Aptychenklappen<sup>1</sup> macht es begreiflich, wenn fast nirgends in der Literatur auf eine ausdrückliche Unterscheidung derselben voneinander Wert gelegt worden ist. Von den ganz vereinzelt Paläontologen, die dies doch getan haben, sehen wir dabei die zwei verschiedenen Möglichkeiten, die hier überhaupt in Betracht kommen können, auch tatsächlich gewählt, indem einerseits Schauroth (bei der Beschreibung des *Aptychus exsculptus*, 1865, p. 153, Taf. IV, Fig. 14) die Valven so orientiert hat, wie wir dies auch dem lebend gedachten Ammonitentiere angemessen finden (vgl. unsere Textfig. 6 u. 7), während andererseits Hennig (1913, p. 154) und z. T. auch Fritsch (bei der Darstellung seines *Aptychus radiatus*, 1910, p. 14, Taf. 5, Fig. 9<sup>2</sup> = *Striaptychus Vinarensis* Trth. n. n.) umgekehrt vorgegangen sind und dadurch auch eine gewisse Analogie zur Benennung von Muschelvalven hergestellt haben. Wir selbst möchten uns aber für den ersteren Weg entscheiden und wollen demnach eine Aptychenklappe dann als „rechtsseitige“ ansprechen, wenn sie in der „Verschlußstellung“ mit nach aufwärts gerichtetem Internrand und zuunterst befindlicher Terminalecke und dabei von der Konkavseite her betrachtet, den Lateralrand zur Rechten und die Symphyse zur Linken darbietet.<sup>3</sup> Im entgegengesetzten Falle handelt es sich um eine „linke“ Klappe.

Die Größe einer Aptychenvalve wird durch drei Dimensionen charakterisiert: ihre Länge (L), ihre Breite (B) und ihre Wölbungshöhe (H). Die Länge ist die größte Ausdehnung, welche sie in der Richtung parallel zum Symphysenrand besitzt, die Breite die Ausdehnung senkrecht dazu und die Wölbungshöhe das Maximum ihrer Erhebung über eine vom Symphysenrande an den Lateralrand gelegten Tangentialebene (vgl. Textfig. 5 [p. 194]). Demgemäß ist die Länge eines *Anaptychus* seine Maximalausdehnung parallel zu seiner Symmetrielinie, seine Breite, die etwa der doppelten Aptychenvalvenbreite analog ist, die Ausdehnung senkrecht zur Symmetrielinie und seine Wölbungshöhe das Höchstausmaß des Aufragens über die die beiden Lateralkanten berührende Tangentialebene, wobei die Terminal- und Umbonalecke, falls sie nicht ohnedies in diese Ebene hineinfallen, in gleiche Entfernung davon zu halten wären. Die Schalendicke an

<sup>1</sup> Denn solche Differenzen, wie sie etwa die beiden Schalen einer Muschel im Schloßapparate aufzuweisen pflegen, bestehen hier ja nicht.

<sup>2</sup> Bei der Beschreibung seines *Aptychus conchaeformis* (Fritsch, 1910, p. 14, Taf. 5, Fig. 8), *Aptychus planus* (l. c., p. 15, Taf. 10, Fig. 6) und *Aptychus verrucosus* Fr. (l. c., p. 15, Taf. 10, Fig. 7) scheint Fritsch hingegen wieder die umgekehrte Bezeichnungsweise anzuwenden, entsprechend der Schauroth's.

<sup>3</sup> Bei der Ansicht der Konvexfläche natürlich umgekehrt.

irgend einer Stelle einer Aptychen- oder Anaptychenschale ist natürlich der dortige Abstand zwischen der Konvex- und der Konkavfläche.

Die paläozoischen Aptychen, resp. Anaptychen sind, den überlieferten Resten nach zu schließen, sehr zart gewesen, und das gleiche gilt offenbar auch im Wesentlichen für die Anaptychen des älteren Lias. Mit den oberliasischen Cornaptychen setzt dann eine gewisse, wenn auch noch sehr bescheidene Dickenzunahme ein (durch Verkalkung der berippten Oberschichte), die dann bei den Lamellaptychen des höheren Jura<sup>1</sup> und Neokom immer weiter fortschreitet. Unter den letzteren ist es namentlich der Formenkreis des *Aptychus angulicostatus*, dessen am Wirbel freilich noch relativ schwache Schale in der Marginalregion höchst auffällige Stärke erlangen kann. Recht zartschalig sind die den Perisphincten eignenden „granulosen“ Formen („Granulaptychen“). Die kräftigsten, weil fast in ihrer ganzen Ausdehnung dickgebauten und daher vor Zerbrechen am besten geschützten Formen sind die Laevaptychen des Malm. Die Oberkreideaptychen erscheinen ihrer überwiegenden Mehrheit nach sehr zartschalig (die den Scaphiten entsprechenden Striaptychen, die meisten Lissaptychen etc.) und deshalb nur selten mit ihrer Schalensubstanz konserviert. Etwas stärker sind gewöhnlich die den Baculiten zugehörigen Rugaptychen. Eine dicke Schale dürfte unter den Oberkreidetypen nur der *Aptychus* (= *Crassaptychus* Trth.) *crassus* Hé b. besessen haben, der dieselbe ähnlich wie die oberjurassischen Laevaptychen hauptsächlich der stark entwickelten tubulös-zelligen Mittelschichte verdankt.

Als allgemeines, wenn auch nicht absolut herrschendes Gesetz für das Dickenwachstum der Aptychenvalven läßt es sich aussprechen, daß dieses mit zunehmender Entfernung vom Wirbel fortzuschreiten und sein Maximum an der Lateral- und Externkante — speziell in der Marginalregion oder doch nahe dabei — zu erreichen pflegt.

Indem wir schließlich noch in Kürze der absoluten Größenverhältnisse der Aptychen gedenken, müssen wir als Gegensatz zu jenen winzigen Schälchen, die Michael (1894) als Opercula ganz jugendlicher Tierchen in der Wohnkammer einer erwachsenen *Oppelia steraspis* Opp. antraf und deren Länge bloß 1.5—2.5 mm und deren Valvenbreite 1—1.5 mm betrug, auf die wenigen Exemplare hinweisen, die als die größten bisher bekannt gewordenen gelten. Es ist dies zunächst der von Zigno (1870, p. 27—31, Taf. VIII, Fig. 1—4) aus dem roten oberjurassischen Ammonitenkalk von Cesuna auf der Hochebene südlich der Val d'Assa (Sette Comuni) beschriebene *Aptychus* (= *Laevaptychus*) *Meneghinii* Zign. mit einer Klappenlänge von 21 cm, einer Klappenbreite von 15 cm und einer Schalendicke von 6—8 mm, der größte je gefundene *Aptychus*.<sup>2</sup> Wahre Riesenexemplare

<sup>1</sup> Und ebenso bei der ihnen innigst verwandten Gruppe des *Aptychus punctatus* (= *Punctaptychus*).

<sup>2</sup> Da Owen (1878, p. 955) ungefähr ähnliche Maße für die größte, ihm bekannt gewordene Aptychenform angegeben hat, mag es sein, daß er darunter die oberwähnte Riesenform Zigno's verstanden hat.

sind zum Teil auch die von Haupt (1907, p. 203) aus dem Tithon von Loteno am Rio Neuquen (argentinische Cordilleren) bekannt gemachten Exemplare von *Aptychus laevis-brevis*, deren größtes eine Länge von 18 cm, eine Breite („Höhe“) von 12.6 cm und eine maximale Schalendicke von 8 mm besessen hat. Die von Schlüter (1871—72, p. 58) in der Wohnkammer eines sogenannten *Ammonites Stobaei* Nilss. (*recte* = *Parapachydiscus pseudo-Stobaei* M ob g.) beobachtete Valve aus dem Oberen von Coesfeld (Westfalen) zeigte 5 Zoll (zirka 12.7 cm) Länge und 4 Zoll (zirka 10.2 cm) Breite. Ein von Wright (1878—86, p. 185) auf *Sonninia Sowerbyi* Mill. bezogener *Aptychus* aus dem Lower Oolite Englands besaß 5 inches (zirka 12.5 cm) lange und 4 inches (zirka 10 cm) breite Klappen und ein von ihm (l. c., p. 483, Taf. LXXXVIII, Fig. 1) aus dem Inferior Oolite von Leckhampton Hill dargestellter und mit Wahrscheinlichkeit zu *Cosmoceras* (= *Parkinsonia*) *Parkinsoni* Sow. gerechneter, solche von 14 cm Länge und 4.8 cm Breite. Die stattlichsten, bisher festgestellten *Anaptychen*, aus dem englischen Unterlias stammend und hauptsächlich Arietiten angehörig, bieten nach Wright (l. c., p. 483—84, Taf. LXXXVIII, Fig. 2—4) eine Länge und Breite von etwa 8—9 cm dar.

#### b) Vergleich der neuen Terminologie mit der im früheren Schrifttume gebrauchten.

Um zu zeigen, welche verschiedene Benennung die Aptychivalven mit ihren einzelnen Teilen bislang im Schrifttume gefunden haben und wie viel- oder doch mehrdeutig manche dieser Ausdrücke dort geworden sind, seien dieselben mit kurzer Angabe der sie gebrauchenden Autoren<sup>1</sup> unseren Terminis in folgender Zusammenstellung beigelegt:

Die einzelne **Valve** oder **Klappe**<sup>2</sup> eines zweischaligen *Aptychus* (*non Anaptychus*) ist ferner noch bezeichnet worden als: *Flügel* bei Hennig; *Hälfte* bei Fritsch und Ooppel (1863); *Schalenhälfte*, *halbe Schale* bei Ooppel (1863), Hennig und Meyer (1833); *Schale* bei Alth, Frič, Schlüter; *échantillon* bei Dollfus und Pictet (1868); *coquille* bei Favre; *lobe* bei Coquand; *plate* bei Cox, Meek und Hayden, O'Connell, Sharpe, Wright; *shell* bei O'Connell.

**Apex** oder **Wirbel**: *Buckel* bei Bronn; *Primärecke* bei Hennig; *Nates* bei Meyer; *crochet* bei Deslongchamps (1835); *sommet* bei Coquand, Dumortier, Gilliéron, Pictet, Pictet et Lorient, Meneghini, Pillet et Fromental; *angle antérieur* und *angle interne* bei Favre.

**Internrand**, resp. **-facette**, resp. **-kante**: *Randleiste* bei Meyer (speziell = Internkante bei Trauth); *Hinterseite* bei Schlüter (1876);

<sup>1</sup> Die Abhandlungen, in denen sie jeweils so angewandt erscheinen, sind unschwer aus unserem Literaturverzeichnis zu ersehen.

<sup>2</sup> Die Autoren, welche diese und die folgenden unserer Termini gleichsinnig mit uns verwendet haben, brauchen wir hier wohl im allgemeinen nicht besonders anzuführen.

*Unterrand, unterer Rand* bei Hennig, Peters, Quenstedt (1846—49), Winkler; *vorderes Ende* bei Geinitz (1872—75); *vorderer Rand, Vorderrand, Vorderseite* bei Bronn, Giebel, Gümbel, Opper, Quenstedt (1846—49), Winkler, Zittel (1868, 1885), Zittel-Broili; „*einwärts*“ (= *internwärts* bei Trauth) bei Winkler; *bord antérieur* bei Deslongchamps (1835, Münsteria), Favre, Gilliéron, Meneghini, Ooster; „*avant*“ (= *internwärts* bei Trauth) bei Meneghini; *bord postérieur* (mit „*arête*“ = Internkante, resp. mit „*sillon*“ = Internfacette) bei Pictet (1868); *bord supérieur* bei Dumortier (1874, Lias supérieur); *extrémité inférieure, région intérieure* bei Pictet et Loriol (1858); *petit bord* bei Pictet (1868); *marginé antérieure* bei Gemmellaro; *anterior end* bei O'Connell; *posterior margin* bei Parkinson; *proximal end* bei O'Connell; *lower end* bei Sharpe; *inner margin*, resp. *inner facet* bei Cox; *base* bei Wright (Lias Ammonites, p. 186).

**Ausschnitt** oder **Excision** (konkaver Teil der Internregion [-kante, -facette, -rand] nahe dem Apex): *Herzausschnitt, herzförmiger Ausschnitt* bei Bronn, Peters; *Ausbuchtung* bei Giebel; *échancrure* bei Favre, Gilliéron.

**Umbonalecke**: *vorderes Eck* bei Gümbel (1881, p. 513).

**Lateralrand**, resp. **-facette**, resp. **-kante**:<sup>1</sup> *Seitenrand* bei Giebel, Hennig, Meyer; *Außenseite, Außenrand, äußerer Rand* bei Giebel, Gümbel, Hennig, Opper, Peters, Quenstedt (1846—49); „*Außenrand mit Endsäum*“, Schlüter, Winkler, Zittel (1868, 1885), Zittel-Broili; *Unterseite* bei Fritsch (1910); *stumpfe Kante* (= Lateralkante bei Trauth) bei Quenstedt (1846—49, p. 306); *schiefe Grenzfläche* (= Lateralfacette bei Trauth) bei Schmidt (1905); *abgeschrägter glatter Saum* (= Lateralrand, resp. -facette bei Trauth) bei Schlüter (1876); *bord inférieur* bei Deslongchamps (1835, Münsteria); *pourtour externe* (mit *surface lisse* = Lateralfacette bei Trauth) bei Pictet (1867); *bord externe, bord extérieur* bei Favre, Gilliéron, Meneghini, Pictet et Loriol (1858), Pillet (1886), Pillet et Fromentel (1875); *bord curviligne* bei Ooster (1857); *grand bord* (inkl. dem Externrand) bei Pictet (1868); *marginé esterno, orlo esterno* bei Gemmellaro und Nicolise Parona; *lateral margin* (= Lateralrand, resp. -kante bei Trauth), *lateral facet* bei Cox; *peripheral margin, peripheral arc, curved periphery* (mit *shell band* = Lateralfacette bei Trauth) bei O'Connell; *upper side, upper margin* bei Parkinson; *outer edge, outer margin* bei Sharpe.

**Marginallecke**: *marginal angle* bei Cox (1926, p. 576).

**Externrand**, resp. **-facette**, resp. **-kante**:<sup>2</sup> *äußerer Rand, Außenrand* bei Gümbel und Zittel-Broili (= Lateral- + Externrand bei

<sup>1</sup> Z. T. einschließlich Externrand, resp. -facette, resp. -kante.

<sup>2</sup> Soweit nicht schon in den Synonymen von Lateralrand, resp. -facette, resp. -kante inbegriffen (vgl. vorhin).

Trauth); „auswärts“ (= „externrandwärts“ bei Trauth) bei Winkler; *oberer Rand*, *Oberrand* bei Hennig, Peters, Quenstedt (1846 bis 1849, p. 306); *hinteres Ende*, *Hinterrand*, *abgestutzter Hinterrand* bei Fritsch (1910), Geinitz (1872—75), Oppel, Zittel (1868); *bord postérieur*, *côte postérieure*, *partie postérieure* bei Deslongchamps (1835, Münsteria), Gilliéron, Ooster (1857); „arrière“ (= externrandwärts bei Trauth) bei Favre, Meneghini, Ooster, Pictet (1867); *région supérieure* bei Pictet et Loriol (1858); *parte posteriore* bei Gemmellaro; *superior margin* bei Parkinson; *upper end* bei Sharpe; *anterior end*, *proximal end* bei O'Connell; *ventral margin* bei Cox (1926, p. 578); *outer margin* (= Externrand und -kante bei Trauth), *outer facet* bei Cox.

**Terminalecke:** *Spitze*, *spitzes Ende*, *zugespitztes Ende* bei Meyer (1829, p. 139), Peters, Schlüter (1876); *Hinterende*, *hinteres Ende*, *hinteres Eck* bei Bronn, Giebel, Gumbel (1881, p. 513), Oppel, Quenstedt (1846—49), Winkler, Zittel (1868); *Unterende* bei Giebel; *bout postérieur* bei Meneghini; *extrémité supérieure* bei Pictet et Loriol (1858, p. 46); *extrémité, terminaison* bei Pictet (1867, p. 122).

**Symphysen-(oder Harmonie-)rand, resp. -facette, resp. -kante:** *Kante der Vereinigung beider Schalenhälften* bei Meyer (1829); *gemeinsamer Rand* bei Oppel (1863); *Falz*, bezüglich *Charnière* bei Bronn und Voltz (1837); *Mittellinie*, *Medianlinie*, *medianer Rand* bei Giebel, Oppel, Hennig, Zittel (1868); *Rückenseite* bei Fritsch (1910); *innerer Rand*, *Innenleiste* bei Fritsch (1910), Gumbel (1861, p. 513), Hennig, Peters, Winkler; „innen“ (= „symphysenwärts“ bei Trauth) bei Quenstedt (1846—49), *sutur*, *bord sutural*, *marginé suturale* bei Favre, Gilliéron, Nicolis e Parona, Pictet (1867), Pictet et Loriol (1858), Pillet et Fromentel; *bord cardinal*, *ligne cardinale* bei Deslongchamps (1835, Münsteria), Pictet (1868); *bord de connexion*, *facette de connexion* bei Favre und Pictet (1868); *bord vertical* bei Dumortier (1874); *bord rectiligne*, *bord étroit* bei Ooster (1857), bezüglich Pillet et Fromentel; *bord interne*, *bord intérieur* bei Favre, Meneghini; *bord supérieur* bei Deslongchamps (1835, Münsteria); *lato dorsale*, *orlo dorsale* bei Gemmellaro; *straight edge* bei Sharpe, Meek and Hayden; *bevelled edge* (= Symphysenrand bei Trauth) bei O'Connell; *triangular surface* (= Symphysenfacette bei Trauth) bei O'Connell; *anterior margin* bei Parkinson; *hinge* bei Parkinson; *junction plate*, *junction plane* (= Symphysen-

<sup>1</sup> Die Ausdrücke *Symphyse*, *Symphysenrand*, *bord symphysal*, *ligne symphysale* haben bisher insbesondere Bronn, Pictet et Loriol (1858) und Hennig verwendet, die Termini *Harmonielinie*, *-kante*, *-fläche*, *ligne d'harmonie*, *harmonic margin* und *harmonic facet* Quenstedt (1846—49), Schlüter, Meneghini, Zittel und Cox; der *harmonic margin* bei Cox entspricht sowohl unserem „Symphysenrand“ als unserer „Symphysenkante“.

facette bei Trauth), *interior junction line* (= Symphysenrand bei Trauth) und *exterior junction line* (= Symphysenkante bei Trauth) bei O'Connell.

**Adsymphysalsaum:** *Saum* bei Schlüter (1876, p. 147); *Leiste* bei Alth; *Mittelleiste, mediane Leiste, Mittelfalte* bei Frič (1893), Fritsch (1910), Stolley (1892); *Marginalleiste* bei Fritsch (1910), *Rückenleiste* bei Frič (1893); *pli* und *ressaut* bei Dumortier (1874); *medial fold* bei Sharpe; *triangular, flattened or concave areas* (der Konkavseite der Valven) bei Cox (1926, p. 576).

**Adsymphysalfurche:** *Furche* bei Quenstedt (1846—49, p. 317 und 321); *Saumfurche* bei Schlüter (1876, p. 147); *seichter radialer Eindruck* bei Oppel (1863, p. 256); *Depression* bei Winkler; *furrow* bei Sharpe.

**Adsymphysalkiel:**<sup>1</sup> *wulstförmig erhabene Längstalte, gerundete Kante* oder *Leiste* bei Quenstedt (1843, p. 256; 1846—49, p. 317, respektive p. 321); „*gerundete radiale Erhöhung*“, „*erhöhte Linie oder Kante*“ bei Oppel (1863, p. 252 u. 260); *faint ridge* bei Cox (1926, p. 576).

**Kielhang:** *posterior slope* bei O'Connell (1921, p. 10).

**Kiel** (so auch von Hennig verwendet): *Convexität* bei Peters; *höchste Wölbung* bei Winkler; *carène* bei Pictet et Lorient (1858), Gilliéron; *arête* bei Coquand (1841); *convexity* und *ridge* bei O'Connell; *keel* bei Cox.

**Flankendepression:** *Furche, diagonale Einfurchung* bei Hennig; *Depression* bei Winkler, Gilliéron, Cox; *dépression mediane* oder *excavation* bei Pictet et Lorient (1858, p. 46); *sinus* bei Pictet (1867).

**Konvex- oder Oberseite**<sup>2</sup> der Valven: *Außenseite, gewölbte Außenfläche, surface externe, external surface, outside, outer surface* bei Hennig, Oppel, Zittel (1868, 1885), Zittel-Broili, Pictet (1867), Meek and Hayden, Parkinson, Sharpe; *Rückenfläche* oder *-seite* bei Bronn; *Vorderseite* bei Hennig; *lower surface* bei Meek and Hayden.

**Konkav- oder Unterseite:**<sup>3</sup> *innere Seite, Innenseite, -fläche, surface interne, inner (internal) surface, inside* bei Bronn, Frič (1889), Hennig, Meyer, Oppel, Zittel, Zittel-Broili, Pictet et Lorient,

<sup>1</sup> Der Adsymphysalkiel, der an der Konkav-(Unter-)seite einer Valve oder Valvenschicht (dies z. B. bei den Cornaptychen) erscheint und hier der Adsymphysalfurche an der Konvex-(Ober-)seite der Valven (resp. einer Valvenschicht) entspricht, ist samt dem anliegenden Adsymphysalsaum wohl zuerst von Ruppel (1829, Taf. I, Fig. 1) — bei einem lamellosen Aptychus von Solenhofen — deutlich abgebildet, aber nicht besonders benannt worden. Die Adsymphysalregion der liasischen Cornaptychen hat namentlich durch Quenstedt (1846—49, 1858, 1883—85) treffliche bildliche Darstellung gefunden.

<sup>2</sup> Resp. *face convexe* ou *supérieure, convex surface* or *upper surface (side)*.

<sup>3</sup> So zuerst von Meyer (1829, p. 141) angewandt; demgemäß *face concave* ou *inférieure, concav surface (side)* bei Cox, O'Connell etc.

Meek and Hayden, Parkinson, Sharpe; *Hinterseite* bei Hennig; *upper surface* bei Meek and Hayden.

**Konzentrische Rippen** der Konvexseite: *Leisten* bei Bronn, Giebel, Peters, Voltz (1837), Winkler, Zittel (1868); *Falten* bei Oppel (1863); *Längsleisten*, *Längsstreifen* bei Meyer; *Reifen* bei Winkler; *Streifen* bei Oppel und Hennig; *Runzeln* bei Quenstedt (1846—49, 1885); *Wülstchen* bei Meyer (1833); *Lamellen*, *lamellae* bei Bronn, Oppel, Gilliéron, O'Connell; *winkles*, *ridges*, *imbricated additions* bei Sharpe; *rides* bei Grossouvre, Ooster; *plis* bei Pictet; *côtes*, *coste* bei Favre, Gemmellaro, Gilliéron, Meneghini, Nicolis e Parona, Pictet (1867, 1868), Pictet et Loriol, Pillet et Fromental; die die Rippen trennenden **Furchen** (*Zwischenturchen* bei Oppel) werden in der nichtdeutschen Literatur als *sillons*, *solchi*, *concentric furrows* bezeichnet; die zarten konzentrischen **An- oder Zuwachsstreifen** („*feine konzentrische Runzeln*“ bei Oppel, 1863) auf der Konkavseite der Valven als *lignes* oder *stries d'accroissement*, *growth-ridges* u. dgl.

**Dimensionen der Valven:** Die von uns als **Länge** angesprochene maximale Erstreckung der Klappen führt diese Bezeichnung (resp. *longeur*, *lunghezza*, *length*) bereits fast allgemein im einschlägigen Schrifttume; nur relativ selten sind dafür auch andere Ausdrücke angewandt worden und zwar neben **Länge** auch *Höhe* bei Bronn und Giebel; nur *Höhe*, resp. *height* oder *altezza* bei Hennig, Sharpe und Stoppani. Die **Breite** (*breadth*, *largeur*, *larghezza*) der Einzelklappen ist von O'Connell *width* oder *short diameter* genannt worden; Hennig (1913, p. 154) spricht auch von einer „Gesamtbreite“ des Aptychus im Sinne der doppelten Breite der Einzelklappe und unterscheidet, je nachdem diese Gesamtbreite größer ist als die Valvenlänge (= „Höhe“ bei Hennig), resp. anderseits ihr gleich oder kleiner als sie, „breitmündige“ Aptychenformen (z. B. *Aptychus laevis*), bzgl. „hochmündige“.

## C) Die Struktur der Aptychen.

### a) Über die Struktur der Aptychen im Allgemeinen.

Alle Wahrscheinlichkeit spricht dafür, daß der ursprüngliche, primitive Zustand der Ammonoideenopercula der einer einheitlichen (also ungeteilten), ebenen bis flachgewölbten Platte gewesen ist, die wegen der Vergänglichkeit ihrer wohl elastischen conchinartig-knorpeligen Substanz einer Fossilisation nicht fähig war. Allmählich dürfte es dann zu einer Differenzierung dieses Deckelgebildes gekommen sein, indem sich etwa zunächst sein unterster (an der Konkavseite gelegener und so wahrscheinlich dem Mantel unmittelbar aufsitzender) Teil in eine hornig-chitinöse, unter günstigen Bedingungen bereits konservierbare Masse (hornige Aptychen) umwandelte, während die höhere (konvexseitige) Partie zu-

nächst noch knorpelig und damit hinfällig verblieb. Fossilisierbar wurde sie erst später, als sie sich mit widerstandsfähigen Kalksalzen imprägnierte.<sup>1</sup>

Die mit der Verhornung der Unterschicht einhergehende Versteifung dürfte es zur Aufrechterhaltung der Beweglichkeit des Operculums (die ja bei seinem ständigen Wechsel zwischen Ventral- und Verschußstellung nötig war) zweckmäßig gemacht haben, es median in zwei Klappen zu zerlegen (hornige Aptychen des Paläozoikum, später des Lias), eine Teilung, die im Allgemeinen umso mehr erforderlich wurde, als es im Laufe der Weiterentwicklung der Aptychen zu einer gesteigerten Verkalkung der Valven (und zwar deren unteren und oberen Schichtlagen) kam. Die Schalenteilung führte auch die Ausbildung eines die Klappen an der Symphyse verknüpfenden und von hier aus vielleicht auch etwas auf die Adsymphysalsäume übergreifenden Ligamentes herbei, dessen Spannkraft die in der „Ventralstellung“ mehr minder zusammengeklappten Valven bei ihrem Übergang in die „Verschußstellung“ flach auszubreiten hatte.

Abweichend von dieser Ansicht hat Steinmann (1889, p. 45—46; Steinmann-Döderlein, 1890, p. 389) angenommen, daß die Funktion der Ausbreitung der Aptychenschalen hauptsächlich — respektive neben einem Ligament — durch eine sie an ihrer Konkavseite unterlagernde einheitliche „elastische Conchyliolinplatte“ besorgt worden sei, als deren Äquivalent (Homologon) er übrigens auch die hornigen Anaptychen und die verhornte Schichtlage der liasischen Aptychen („*Cornaptychi*“ Trith.)<sup>2</sup> und endlich auch eine solche Basallamelle betrachtet, die sich der konkaven Fläche gewisser *Scaphites*-Aptychen (angeblicher „*Synaptychus*“ Fischer) angeschlossen haben soll.<sup>3</sup> Unseres Erachtens ist das Vorhandensein einer solchen „Basalplatte“ für die Gesamtheit der Aptychen in keiner Weise durch Beobachtung festgestellt und demnach sehr hypothetisch, weshalb wir die erwähnte Flachlegungsfunktion dieser Schalen bei den Anaptychen deren verhornter Unterschicht, bei den zweiklappigen Formen aber eben nur dem Ligament zuschreiben möchten.

Wir verfolgen nun die fortschreitende Strukturentwicklung der uns erhalten gebliebenen Aptychentypen zunächst dem Grundzuge nach und dann etwas eingehender.

<sup>1</sup> Vgl. Steinmann (1925 Cephalopoden, p. 407) sagt: „Der Aptychus ist ein verkalkter Knorpel“.

<sup>2</sup> Die Ansicht, daß die von Meyer (1829) mit dem besonderen Namen *Aptychus elasma* belegte hornige Unterschicht der oberliasischen *Cornaptychen* eine einfache, aber nicht zweiklappig geteilte Schale gewesen sei, deren beide Flügel sich an der Mittellinie nur bis zu einem gewissen Grade falzartig zusammenbiegen konnten, geht auf Voltz (1837, Notiz, p. 305) zurück. Indessen hat schon Meyer (1838, p. 416) auf die Unrichtigkeit dieser Vorstellung aufmerksam gemacht und gezeigt, daß diese zarten Gebilde stets deutlich zweivalvig erscheinen.

<sup>3</sup> Es handelt sich dabei insbesondere um den von Schlüter (1872) dargestellten Aptychus des *Scaphites spiniger*, bei dem uns aber die von manchen behauptete Existenz einer solchen „Basalplatte“ und eine hiedurch herbeigeführte Verwachsung der Valven durchaus nicht sichergestellt dünkt (vgl. p. 219, Fußnote 3).

Als den ältesten auf uns gelangten Typus haben wir gewisse einheitliche (also nicht zweiklappige), zarte Schalengebilde von hornig-chitinöser (nach Steinmann, l. c., „conchyliolin“-artiger) Beschaffenheit zu betrachten, die einzelnen paläozoischen (devonischen und karbonischen) Goniatiten zugehören und zum Unterschiede von den ihnen strukturell entsprechenden Anaptychen des Lias nicht unpassend als „Palanaptychen“ bezeichnet werden mögen. Analog struierte, gleichfalls paläozoische Schalen, die aber eine Teilung in zwei Valven zeigen und demgemäß als „Palaptychen“ angesprochen seien,<sup>1</sup> lassen uns erkennen, daß wohl schon zu dieser ziemlich frühen Zeit der Erdgeschichte manche Ammonoidenformen eine mediane Teilung ihres Verschlusdeckels — zwecks besserer Beweglichkeit desselben in der Wohnkammer — vollzogen haben. Die lange Frist der permischen und der triadischen Periode, aus der wir bis auf einen ganz vereinzelt und zudem etwas fraglichen Rest des *Anaptychus* eines Arcesten nichts von solchen Organen kennen,<sup>2</sup> dürfte uns hindern, die den paläozoischen Palanaptychen ähnlichen Anaptychen des Lias daran zu enge anzuknüpfen. Wie nun die Psiloceraten des Unterlias der Hauptaussgangspunkt für die Ammoniten der Jura- und Kreideformation werden, so ergibt sich auch aus den dünnen hornigen Anaptychen der Psiloceren, respektive überhaupt der *Aegoceratidae* im allgemeinen recht ungezwungen die Ableitung der verschiedenen jurassisch-kretazischen Aptychen. Diese haben sich bei der damaligen phylogenetischen Entwicklung des Ammonitenstammes in mancherlei Hinsicht verändert und differenziert, aber gewiß weitaus weniger als die Ammonitengehäuse selbst, weshalb wir ja auch im Vergleich zu deren Gattungs- und vor allem deren Artenfülle nur relativ wenige Aptychenformen antreffen. Freilich erklärt sich die geringe Anzahl der uns bekannten Aptychentypen überdies noch aus dem Umstande, daß nur eine ziemlich beschränkte Reihe von Ammonitengenera überhaupt in dem Besitze fossilisationsfähiger Opercula stand. Aus den älterliasischen „Anaptychen“ sind offenbar zunächst die hauptsächlich den Harpoceraten (besonders des Oberlias) angehörigen „Cornaptychen“ (= *Cornei*) hervorgegangen, wohl indem sich die einheitliche hornartige Anaptychenlamelle in zwei

<sup>1</sup> Sofern es sich bei dergestaltigen Fossilresten natürlich nicht um bloß habituell ähnliche Crustaceen- (u. zw. Phyllocariden-) Schälchen handelt.

Während im Devon — wenigstens einzelner Gebiete (z. B. Rheinland) — Goniatitenopercula nicht einmal allzu selten vorkommen dürften, sind unseres Wissens aus dem Carbon bisher nur ein paar Exemplare davon bekannt geworden: die von Roemer (1844, p. 53 und 94) und Koenen (1879, p. 317) aus dem Culm von Herborn als *Aptychus antiquus* Goldf. (nomen nudum), resp. *A. carbonarius* Koen. angeführten Formen. Letzterer ist nach Koenen's Beschreibung zweiklappig.

<sup>2</sup> Das ganz sporadische Vorkommen von aptychenartigen Resten in der Trias (vgl. p. 235) legt die Vermutung nahe, daß damals die Ammoniten-Opercula, soweit sie überhaupt existierten, eine ganz vorherrschend nicht oder schlecht erhaltungsfähige Beschaffenheit, etwa eine knorpelig-conchine oder ev. auch hornig-chitinöse, besessen haben (vgl. Daqué, 1921, p. 638). Analoges mag ja z. T. auch für solche Ammonitengenera aus anderen Formationen gelten, an denen bislang keine Aptychendeckel beobachtet worden sind (vgl. Zittel, 1885, p. 407).

noch ebenso (hornig) beschaffene Valven zerteilte, die zum Sockel (Unterschicht) für eine zunächst bloß relativ schwache kalkige höhere (Mittel- und Ober-)Schichte<sup>1</sup> wurden. Durch Verkalkung der unteren hornigen Schichtlage und das fortschreitende Dickerwerden der kalkigen Mittel-, respektive Oberschichte bilden sich dann die Lamellaptychen (= *Lamellosi*) und Punctaptychen (= *Punctati*) des höheren Jura und Neokom aus, welche die Deckel von Oppelien und Haploceraten darstellen.

Einer anderen Descendenzgruppe gehören offenbar die den *Stephanoceratidae* (*Stephanoceras*, *Perisphinctes* und dergleichen) eignenden „Granulaptychen“ und die den *Aspidoceratidae* eignenden „Laevaptychen“ und ferner die den *Cosmoceratidae* engeren Sinnes (*Cosmoceras*, *Parkinsonia* und dergleichen) entsprechenden „Praestriaptychen“ und die den *Scaphiten* entsprechenden „Striaptychen“ an, nachdem ja die von wohl anaptychenführenden *Aegoceratinae* abstammenden *Stephanoceratidae* sich einerseits über *Perisphinctes* zu den *Aspidoceratidae* und andererseits über die eigentlichen *Cosmoceratidae* zu den *Scaphites* weiterentwickelt haben. Dabei verdickten die Laevaptychen kräftig die bei den Granulaptychen schwache Mittelschicht durch Aneinanderfügung vieler zellig-tubulöser Anwachszone<sup>2</sup> bei gleichzeitiger Glättung der Konvexseite der zarten Oberschicht, während es bei den Praestriaptychen und insbesondere bei den Striaptychen zu einer Abschwächung der Schale (allmählichen Reduktion auf eine einzige dünne Kalkschichte) gekommen sein dürfte.

Was die übrigen kretazischen Aptychentypen anbelangt, so sind die Kenntnisse ihrer Schalenstruktur (wegen des für deren Beobachtung meist ganz unzulänglichen Erhaltungszustandes) leider noch sehr mangelhafte, und wenn wir heute ihre Einordnung in das paläontologische System versuchen, ist es demnach nicht ihr Schalenbau, sondern im wesentlichen ihre Verknüpfung mit bestimmten Ammonitengeschlechtern, die uns dazu Anhaltspunkte liefert (vgl. p. 219 ff.).

#### b) Über die Struktur der einzelnen Aptychentypen.

Wenn wir nun die Struktur der verschiedenen Aptychentypen (vgl. p. 223 u. 233) der Reihe nach eingehender betrachten, so ergibt sich dabei folgendes:

<sup>1</sup> Wir verwenden zur Unterscheidung der die Aptychenvalven zusammensetzenden einzelnen Schichtlagen lieber die Ausdrücke „untere“ (= an der Konkavfläche), „mittlere“ und „obere“ (= an der Konvexfläche der Valven gelegene) als etwa „äußere“ oder „innere“ (so bei Zittel, 1885, p. 401, und ferner „inner“ und „outer layer“ bei Wright, 1878—86, p. 229), da dies sonst vielleicht zu einer Verwechslung mit der „Intern-“ und „Externregion“ der Aptychenklappen Anlaß geben könnte. Sehr passend wäre auch die Bezeichnung „proximale“ (= untere = innere) und „distale“ (= obere = äußere) Schalenschicht im Hinblick auf die Lage zum Tierkörper, doch erscheint sie vielleicht etwas schwerfällig.

<sup>2</sup> Steinmann (1889, p. 45) hat diese kalkige Zellenstruktur der Aptychen gewissermaßen mit dem verkalkten Balkenwerk eines knorpeligen Haifischwirbels in Vergleich setzen wollen.

Die aus dem Paläozoikum (Devon, Carbon) bekannt gewordenen einklappigen (*Palanaptychus* Trth.) und zweiklappigen (*Palaptychus* Trth.) Deckel, die zumeist auf Goniatiten bezogen werden,<sup>1</sup> erscheinen gewöhnlich bloß als Abdrücke, die nichts mehr von der Schalensubstanz zeigen, oder als schwarze, kohlige Plättchen von wohl ursprünglich elastischer hornig-chitinöser oder eventuell auch conchinartiger Beschaffenheit, also diesbezüglich etwa den liasischen Anaptychen ähnlich (vgl. Zittel, 1885, p. 404 und Steinmann-Döderlein, 1890, p. 388). Sollte über diese Platten einst eine höhere Schichtlage gebreitet gewesen sein, so könnte sie wohl nur knorpeliger Natur gewesen sein, da sich niemals eine Spur davon erhalten hat.

Die zarten *Anaptychen* des unteren bis mittleren Lias (von *Psiloceras*, ? *Aegoceras*, *Arietites*, *Amaltheus* stammend) werden vor der Mehrzahl der Paläontologen (vgl. Wright, 1878—86, p. 229; Zittel, 1885, p. 403;<sup>2</sup> Deecke, 1912, p. 256; Pia, 1923, p. 70) für ursprünglich elastische hornige, von Steinmann (1888, p. 45; Steinmann-Döderlein, 1890, p. 387), wie ja schon bemerkt, für elastisch-conchyliolartige Platten gedeutet, die durch die Fossilisation verkohlten und einst vielleicht auch eine knorpelige und daher nicht konservierbar gewesene obere Schichtlage getragen hätten.<sup>3</sup>

Über den Aufbau der den oberliasischen Harpoceraten und gewissen ihrer etwas jüngeren Nachkommen zugehörigen „*Cornaptychen*“ (= *Cornei*, p. 226, = *Nigrescentes* Zitt.) sind wir insbes. durch die sorgfältigen Untersuchungen Quenstedt's (1843, p. 256; 1846—49, p. 316 bis 318, Taf. 23, Fig. 1; 1858, p. 248, Taf. 35, Fig. 9; 1867, p. 459; 1883—85, p. 349—352, Taf. 43, Fig. 9; vergleiche auch Zittel, 1868, p. 50 und 1885, p. 403) unterrichtet worden. Darnach zeigen sie folgenden Bauplan: Die die Konkavseite dieser Aptychen bildende Unterschicht läßt durch ihr Material noch deutlich die Entstehung aus der einheitlichen älterliasischen *Anaptychus*-Schale erkennen, deren Zerlegung in zwei getrennte Valven der Bewegbarkeit des Operculum in der Ammonitenwohnkammer natürlich höchst förderlich sein mußte. Es handelt sich nämlich dabei um eine überaus (etwa nur papier-) dünne, dunkle (meist verkohlte) „hornige“ Lage (daher

<sup>1</sup> Soweit es sich nicht dabei um *Phyllocarida*-Schalen handelt (vgl. Zittel-Broili, 1921, p. 642).

<sup>2</sup> Zittel (l. c.) gibt auch an, daß man an ihrer Unterseite gelegentlich noch die Spuren einer „organischen Substanz“ bemerkt hätte, die aber dann schwerlich, wie er meinte, von der Kopfkapsel des Ammonitentieres, sondern wohl von dessen Mantel stammen mußte.

<sup>3</sup> Ohne die erwähnte Elastizität hätten die einheitlichen, nicht zweiklappigen Anaptychen gewiß kaum vom Ammonitentiere in die „Ventrallage“ geschoben werden können (vgl. dazu auch Wright l. c., p. 483). Pia (l. c., p. 70) betont übrigens, daß diese Opercula, wenigstens hauptsächlich, zu langsam anwachsenden Ammonitengenera mit breiter Externseite gehörten, was natürlich ihre Bewegungsfähigkeit begünstigen mußte.

die Namen „*Cornaptychus*“, „*Cornei*“),<sup>1</sup> die sich von der nächsthöheren Schichte ungemein leicht ablöst und deshalb so häufig davon isoliert und den Anschein einer selbständigen Aptychenform erweckend<sup>2</sup> gefunden wird. Quenstedt hat sie nach diesen Eigenschaften als „Hornschicht“, „hornige Epidermis“, „Innenhaut“, „schwarze Schicht“ und „Ablösungslamelle“ angesprochen. Sie erscheint wie ein zarter kohlschwarzer Überzug (auf dem Muttergestein oder der übrigen Aptychusschale), durch Firnisglanz, feine konzentrische Anwachsstreifung und einen deutlichen Adsymphysalsaum auf ihrer Unterseite und Oberseite ausgezeichnet, hier überdies eine Adsymphysalfurche, dort einen dieser entsprechenden Adsymphysalkiel zeigend.<sup>3</sup>

Die an der Konvexseite der Valven erscheinende kalkige Schalenpartie („Kalkschicht“), die sich, wie erwähnt, von der eben beschriebenen „hornigen“ oft abgespalten findet und daher zuweilen auch irrtümlich als eine besondere „Art (*Aptychus sanguinolarius*)“ beschrieben worden ist, besteht, genau genommen, aus zwei Schichten der meist noch sehr schwachen und hier bei den Cornaptychen sozusagen erst in Entwicklung begriffenen, zellig-maschigen „Mittelschicht“<sup>4</sup> und der gleichfalls zarten (nach Quenstedt etwa kartenblatt- bis messerdicken), aber porenlos-homogenen, bräunlichgrauen, bräunlichen oder gelben „Oberschicht“ (= „gelbe Schicht“ bei Quenstedt), die an ihrer Konvexseite mit einander parallelen Rippen versehen ist. Der Verlauf dieser Rippen, die noch nicht so markant und auch steiler gestellt sind als bei den späteren Lamellaptychen, ist keineswegs genau derselbe wie der der feinen Anwachslineien an der Konkavfläche der Kalkschicht.

Die Konkavfläche zeigt auch einen Adsymphysalsaum (mit anschließendem Adsymphysalkiel) ausgeprägt, während wir einen solchen (respektive eine Adsymphysalfurche) an der Konvexseite vermissen (vgl. Textfig. 8,

<sup>1</sup> In der „hornigen“ Beschaffenheit gibt sich, wie Deecke (1913, p. 256) mit Recht betont, hier so wie bei den liasischen Anaptychen ein noch rel. ursprünglicher Zustand des Operculum kund.

Die „hornige“, nach Steinmann für conchiolinartig erklärte Unterschicht der Cornaptychen hat nach der von ihm gelegentlich festgestellten „bruchlosen Faltbarkeit“ (vgl. Steinmann-Döderlein, 1890, p. 388) offenbar einige Elastizität besessen, ähnlich wie die Anaptychen. Schwarz, 1894, p. 458, glaubte die Hornschicht als verkohltes Muskelgewebe oder eine Ligamentssubstanz betrachten zu sollen.

<sup>2</sup> Deshalb ist früher auch zuweilen diese hornige Unterschicht solcher Cornaptychen als eine selbständige Art — der sog. „*Aptychus elasma*“ — von der de facto dazugehörigen kalkig-lamellosen Oberschicht — dem sog. „*Aptychus sanguinolarius*“ — abgetrennt worden. (Vgl. Quenstedt, 1843, p. 256; 1883—85, p. 352, Taf. 43, Fig. 9, und Meek and Hayden, 1864, p. 119.)

<sup>3</sup> Die einmal von Quenstedt geäußerte Meinung, daß sich unterhalb der „hornigen“ Schichte der Cornaptychen vielleicht eine noch tiefere „gelbe“ Schicht befunden habe, ist unbegründet.

<sup>4</sup> Erst bei den aus den Cornaptychen hervorgehenden jüngeren Lamellaptychen (resp. bei den Punctaptychen) gewinnt die zellig-maschige Mittelschicht durch Dickenzunahme größere Bedeutung, noch mehr aber bei den Laevaptychen des Malm.

[p. 199]). Infolge ihrer Zartheit verfällt die kalkige Partie der Cornaptychenschale besonders leicht der mechanischen Zerstörung und Auflösung und bleibt daher nur in sehr seltenen Fällen erhalten.<sup>1</sup>

Bei den hauptsächlich von *Oppelien* und zum Teil auch von Haploceraten stammenden *Lamellaptychi* (= *Lamellosi*) des höheren Jura und Neokom sehen wir die hornige Unterschicht der Cornaptychen bereits durch eine kalkige (mit feinen konzentrischen Anwachsstreifen) ersetzt und die grobzellig-maschige Mittel- und die Oberschicht im allgemeinen kräftiger entwickelt und daher auch besser konservierbar.<sup>2</sup> Aber es ist besonders die stärkste, die Mittelschicht, welche der Zerstörung am meisten trotzt und so am häufigsten erhalten bleibt, während die obere und untere Lage seltener angetroffen werden. Der Zusammenhalt der drei Schichten ist bei den Lamellaptychen offenbar ein festerer als bei den Cornaptychen, doch findet gleichwohl noch gelegentlich eine Ablösung der Unter- von der Mittelschicht statt.<sup>3</sup> Die Konkavseite der Unterschicht bietet einen Adsymphysalsaum mit ihm begrenzende Adsymphysalkiel dar.

Über die Feinstruktur der auf die dünne kompakte Innenschicht folgenden Mittelschicht sind wir durch die sorgfältigen Studien Meneghini's und Bornemann's so gut unterrichtet, daß wir diesbezüglich auf deren Abhandlungen (Meneghini e Bornemann, 1876, Taf. IV, Fig. 3; Meneghini, 1867—81, p. 126 u. 213 ff., Taf. XXV u. XXXI, Fig. 6) verweisen können.<sup>4</sup> Sie zeigt keine so schöne Ausbildung von Zuwachszonen wie die der Laevaptychen, sondern ist mehr unregelmäßigmaschig. Durch die Abwitterung der Unter- und Oberschicht kann diese zellige Beschaffenheit der Mittelschicht allenthalben an der Oberfläche zum Vorschein gelangen.<sup>5</sup>

Am Aufbaue der Imbricationsrippen nimmt sowohl die maschige Mittelschicht als die kompakte Oberschicht teil, die allerdings nur sozusagen einen zarten Überzug derselben bildet. Diese Oberschicht ist meist nur papierdünn, homogenkalkig, porenlos, oberflächlich glatt und, wie das Mikroskop zeigt, feinstblättrig (vgl. Zittel, 1868, p. 50 u. 55).

Das von Krantz (1926 p. 437, Taf. XVII, Fig. 5) untersuchte kleine Schalenfragment eines dem argentinischen Tithon-Ammoniten *Haploceras* (*Pseudolissoceras*) *Zitteli* Burckh. zugehörigen Aptychus, den wir — wenigstens vorläufig — noch zu den Lamellaptychen stellen wollen (vgl. p. 238 bis 239), weist auch dreierlei Schichtlagen auf, eine feinblättrige Oberschicht,

<sup>1</sup> Wegen dieser ihrer Hinfälligkeit haben ihr Meneghini (1867—81, p. 114) und Waagen (1870, p. 203) irrtümlich Conchyolin-Beschaffenheit zugeschrieben.

<sup>2</sup> Sie sind natürlich typisch kalkig und nicht conchinartig, wie Meneghini 1867—81, p. 114) gelegentlich äußerte.

<sup>3</sup> So durch Zittel (1870, p. 150) speziell an den Schalen des *Aptychus Beyrichi* Opp. beobachtet.

<sup>4</sup> Eine typische dieser Figuren, ein Querschnitt, ist dann auch von Zittel (1885, p. 402, Fig. 547) und Zittel-Broili (1921, p. 529, Fig. 1130) wiedergegeben worden.

<sup>5</sup> Vgl. die Abbildung des *Aptychus reticulatus* Gill. bei Gilliéron, 1873, Taf. IX, Fig. 5 b, c.

eine wesentlich stärkere, aus blasig-porigen Lamellen bestehende Mittelschichte und eine wiederum viel dünnere, dichte bräunliche Unterschichte.

Die mit den Lamellaptychen nahe verwandten und wohl auch von Oppelien oder Haploceren herzuleitenden *Punctaptychi* (= „*Punctati*“) des Oberjura und tiefsten Neokom schließen sich ihnen in struktureller Hinsicht aufs engste an.<sup>1</sup> Dies gilt namentlich sowohl für die dünne Innenschicht als für die starke, maschig-tubulöse Mittelschichte, die auch hier wieder zusammen mit der Oberschicht die imbricaten Rippen der Valven zusammensetzt (vgl. Zittel, 1868, p. 53). Eine gute Vorstellung des Feinbaues vermitteln die genauen von Bornemann und Meneghini entworfenen Zeichnungen (vgl. Meneghini e Bornemann, 1876, l. c., Taf. IV, Fig. 4 a, b; Meneghini, 1867—81, l. c., Taf. XXV, Fig. 7 a, b).<sup>2</sup> Ein merklicher Unterschied den Lamellaptychen gegenüber besteht eigentlich nur in der viel kräftigeren Entwicklung der glatten Oberschichte, welche die kompakte starke Außenpartie der Imbricationsrippen bildend nun eigentlich deren Hauptelement wird. Indem sich dieser glatte, feste Firstteil jeder Rippe dicht über die gleiche Partie der jeweils vorhergehenden Rippenleiste legt und ausbreitet, werden die sie voneinander scheidenden Zwischenfurchen fast völlig verschlossen und die konvexe Oberfläche weitgehend geebnet und geglättet. Abgesehen von ganz seichten rinnenartigen Linien zwischen den Rippen öffnen sich hier als Merkzeichen der fast verwischten Furchen locker gestellte punktförmige Grübchen (daher der Name „*Punctati*“), deren reihige Anordnung den Verlauf jener obliterierten Berippung markiert. Erst durch stärkeres Abwittern der Schalen tritt die letztere wieder deutlicher in Erscheinung (vgl. besonders Zittel, 1868, p. 50 u. 51.)

Die den *Stephanoceratidae* (besonders *Stephanoceras*, *Perisphinctes*, eventuell *Holcostephanus*) entsprechenden *Granulaptychi* (= „*Granulosi*“) dürften ebenfalls wie die sonstigen Jura-Aptychen dreischichtig gewesen sein. Jedenfalls aber sind sie zartschalig, an der Konkavseite mit deutlichen konzentrischen Zuwachsstreifen (respektive -runzeln) und oft auch mit feinen Radialstreifen und an der Konvexseite mit kleinen, in mittelpunktsgleichen Reihen angeordneten Knötchen, Warzen- oder Stacheln versehen (Zittel, 1868, p. 51; 1885, p. 402; Meneghini, 1867 bis 1881, p. 114).

Die den *Aspidoceratidae* des Malm zugehörigen *Laevaptychi* (= „*Laeves*“ oder „*Cellulosi*“) stellen dank ihrer soliden Verkalkung und ihrer sich über die ganzen Valven erstreckenden beträchtlichen Dicke wohl die am besten erhaltungsfähigen von allen Ammonitenopercula dar. Von ihren drei fest miteinander verwachsenen (sich nicht oder nur schwer voneinander ablösenden) Schichtlagen ist die innere wiederum sehr dünn,

<sup>1</sup> Und wohl auch bezüglich der Entwicklung eines Adsymphysalsaumes und -kiesels an der Konkavfläche der Valven.

<sup>2</sup> Eine dieser Abbildungen, einen Valvenquerschnitt darstellend, findet sich auch bei Zittel (1885, p. 402, Fig. 548) und bei Zittel-Broili (1921, p. 529, Fig. 1131) reproduziert.

dicht struiert und an der Konkavseite mit feinen konzentrischen Zuwachsstreifen oder -runzeln und nicht selten auch mit einem schwach entwickelten Adsymphysalsaum (samt -kiel) versehen. Die überaus dicke Mittelschicht bildet ein maschig-zelliges Gewebe (daher der Name „*Cellulosi*“), dessen im Querschnitt meist vier- bis sechseckig erscheinende röhriggestreckte Zellen sich dem Anwachs der Aptychenvalven gemäß in gegen oben konvexen und sich stets an dem Lateral-, resp. Externrand übereinander liegenden Zonen anordnen (vgl. Zittel, 1885, p. 402, Fig. 546). Indem sich die Längswandungen (respektive -achsen) der Zellen senkrecht gegen die Trennungsf lächen der aufeinander folgenden, flachbogig gewölbten Anwachszonen stellen und sie druckfest versteifen, kommt hier ein mechanisch höchst widerstandsfähiges Bauwerk zustande. Die Oberschichte der Laevaptychen ist meist sehr dünn und daher gewöhnlich leicht der Abreibung oder Auflösung unterliegend, anscheinend dicht und sich erst bei stärkster Vergrößerung als dünnblättrig struiert erweisend und ihre Konvexseite im allgemeinen glatt (daher der Name „*Laeves*“) und nur mit vielen winzigkleinen (nadelstichähnlichen) Poren besetzt. Diese stellen nach Schwarz (1894, p. 457—458, Fig. 3 u. 4) die trompetenförmigen Mündungen, feiner, die Außenschicht durchsetzender Röhrrchen dar, durch welche sich die miteinander kommunizierenden und wohl ursprünglich von Gewebemasse eingenommenen zelligen Hohlräume gegen die Oberfläche öffneten. Interessant erscheint auch die von Schwarz (l. c., p. 458, Fig. 4) gemachte Beobachtung, daß sich an der Grenze von Mittel- und Oberschicht Spuren einer *Imbricationsrippung* zeigen, die uns vermuten lassen, daß die *Laevaptychi* bei ihrer wahrscheinlichen Entwicklung aus den Granulaptychen (vgl. Tabelle) etwa ein imbricatoides Zwischenstadium durchlaufen haben (? vielleicht bei *Peltoceras*; vgl. dazu auch p. 228, Fußnote <sup>2</sup>).

Eine zum Teil durch mikroskopische Strukturbilder erläuterte Darstellung des Laevaptychen-Baues hat Meyer (1829, p. 136—138, Taf. LIX, Fig. 13), Quenstedt (1846—49, Taf. 22, Fig. 9 a, b, 10 a, b), Pictet (1854, Taf. XLVII, Fig. 12, 13, 14), Meneghini und Bornemann (1876, Taf. IV, Fig. 1 a—e, 2), ferner Meneghini (1867—81, p. 117 bis 118, 122 und 211—212, Taf. XXIV, Fig. 1—6, Taf. XXXI, Fig. 4, 5, 7), Zittel (1885, p. 402, Fig. 544 u. 546) und endlich Schwarz (1894, Fig. 3 u. 4), Gallinek (1897, p. 386, Taf. II [X], Fig. 6, 7, 8) und Krantz (1926, p. 455—456, Taf. XVII, Fig. 6—8) geliefert. Man erkennt, daß das Lumen der Zellen an der Konkavseite der einzelnen Zuwachszonen durchschnittlich kleiner ist als an ihrer Konvexseite, entsprechend ihrer dabei erfolgten Flächenzunahme. Das Vorhandensein von zweierlei Poren — größeren und relativ weit von einander abstehenden, und von feineren, die ersteren gewöhnlich kranzförmig umgebenden — an der Oberfläche eines Laevaptychen (*A. laevis-brevis*) aus dem Tithon von Neuquen (Argentinien) ist kürzlich von Krantz (1926, p. 455, Taf. XVII, Fig. 7) beschrieben worden.

Der von Coquand (1854, p. 140, 148, Taf. III, Fig. 1) aus dem Aptien Algeriens bekannt gemachte *Aptychus Numida* Coqu., den wir schon wegen seiner merkwürdigen, fiederstelligen Querberippung als einen eigenen Typus — „*Pteraptychus*“ — ansprechen müssen,<sup>1</sup> zeigt eine gewiß sekundär erworbene Verwachsung der beiden Valven und gewinnt dadurch sozusagen anaptychenartigen Habitus.

Die Funde der zu den typischen älteren *Cosmoceratidae* (*Cosmoceras*, *Parkinsonia*)<sup>2</sup> gehörigen Aptychen sind vorläufig noch so sporadische und überdies so dürftige, daß sie uns heute noch nicht in die Lage versetzen, uns eine nähere Vorstellung von dem Baue ihrer Schalen zu bilden. Immerhin glauben wir so viel daraus ersehen zu können, daß sie, wie es ja auch die phylogenetische Stellung dieser Ammoniten begreiflich macht, vielleicht gewisse Beziehungen zu den „Granulaptychen“ der Stephanoceraten, noch größere aber zu den „Striaptychen“ der *Scaphiten*, dieser jungen, oberkretazischen *Cosmoceratidae*, aufweisen. Die habituelle Ähnlichkeit der wenigen veröffentlichten Cosmoceraten-Aptychen des Jura mit diesen „Striaptychen“ scheint uns für sie nicht unpassend den Namen „*Praestriaptychi*“ wählen zu lassen. Freilich muß dies vorläufig ein recht provisorischer, noch nicht genügend scharf definierbarer „Typus“ bleiben, solange, bis uns bessere, künftige Funde eine genauere Einsicht in diese Gruppe gestatten.

Indem wir uns nun den oberkretazischen Formen zuwenden, betrachten wir zunächst die soeben erwähnten *Scaphites*-Opercula, die „*Striaptychi* Trth.“ (= *Synaptychus* Fischer = *Coalescentes* Zittel).<sup>3</sup> Bei

<sup>1</sup> Nach Zittel (1885, p. 449) von Kreide-Amaltheen, nach unserer Meinung wohl eher von Desmoceraten stammend.

<sup>2</sup> Bei den im Neokom so verbreiteten und häufigen *Hopliten* ist hingegen unseres Wissens bis heute noch kein Aptychus gefunden worden.

<sup>3</sup> Mehrere Paläontologen, wie Fischer (1882, p. 374), Zittel (1885, p. 403), Steinmann (1889, p. 45), Zittel-Broili (1921, p. 528) und Pia (1923, p. 70), haben angenommen, daß die beiden Klappen der *Scaphites*-Aptychen entlang der Harmonielinie sekundär miteinander verwachsen wären (freilich kaum bis zur vollständigen Starrheit), eine Eigentümlichkeit, die Fischer für sie den Typusnamen „*Synaptychus*“, Zittel den der „*Coalescentes*“ schaffen ließ. Unseres Wissens ist es nur ein einziges Striaptychen-Exemplar gewesen, auf das sich diese Ansicht stützte, der von Schlüter 1872 abgebildete *Aptychus* des *Scaphites spiniger* (vgl. vorliegende Abhandlung, p. 211 Fußnote <sup>3</sup>). Steinmann speziell glaubte daran zu erkennen, daß die Zusammenfügung seiner beiden dünnen Kalkvalven durch eine sie unterlagernde, einheitliche, elastische Conchyolinplatte (vgl. das p. 211 über diese „Basalplatte“ Gesagte) bewirkt gewesen sei, eine Angabe, die uns aber neuerlicher Überprüfung an dem Originalstücke Schlüter's sehr bedürftig erscheint. Gewiß aber dürfte auch eine solche bloß ein einziges Mal, also ganz „individuell“ gewonnene Feststellung nimmer dazu berechtigen, den Striaptychen überhaupt eine derartige Klappenverbindung zuzuschreiben. Im Gegenteil, nach ziemlich allen uns sonst bekannten Funden wird man die Striaptychen für typisch zwei- und getrenntklappig halten müssen (vgl. dazu auch Meek, 1885, p. 438 ff.). Damit aber sind die ihnen von Fischer und Zittel gegebenen Typusnamen *Synaptychus*, resp. *Coalescentes* entschieden abzulehnen.

ihnen dürfte es sich ebenso wie bei den ihnen überaus ähnlichen, aber vielleicht einer ganz anderen Ammonitensippe — den *Pachydiscen*, respektive *Parapachydiscen* — entsprechenden Valven, für die wir deshalb den Namen „*Pseudostriptychi*“ in Vorschlag bringen, um einheitlich struierte, dichte Schalen handeln; wenigstens hat man vorläufig daran noch keinen Aufbau aus verschiedenen Schichtlagen konstatieren können.<sup>1</sup> Allerdings mag die ursprüngliche Schalensubstanz auch hier — wie so oft bei derartig zarten Kalkfossilien — in der Regel durch eine sekundäre calcitische Umkristallisierung weitgehend verändert worden sein.

Bei gewissen, an der Konvexseite vollkommen glatten, zartschaligen Klappen, die wir als „*Lisaptychi*“ bezeichnen und eventuell auf die Ammonitengattung *Parapuzosia* beziehen möchten (z. B. *Aptychus leptophyllus* Sharp.), dürfte es sich vielleicht um einheitlich struierte, dichte Schalen handeln. Denn weder Sharp, noch Stolley, die solche Valven genauer untersucht haben, vermerken das Vorhandensein differenter Schichtlagen.<sup>2</sup>

Die mäßig starken Valven der offenbar den *Baculiten* entsprechenden „*Rugaptychi*“ (= „*Rugosi*“) dürften, wie mir Herr Dr. L. R. Cox nach genauer Durchsicht der im British Museum aufbewahrten derartigen Exemplare freundlichst mitteilte, vielleicht auch aus dreierlei Schichtlagen bestanden haben, doch hat sich die ehemalige Struktur durch eine nachträgliche sekundäre Umwandlung der Schalensubstanz in feinkristallinen Calcit leider so stark verwischt, daß keine Gewißheit über die obige Vermutung zu erzielen war. Die Konvexseite zieren etwas unregelmäßig verlaufende, Körnchen oder Knötchen tragende Rippen und damit alternierende Furchen (Zittel, 1885, p. 402.)

Der kürzlich von Cox (1926) aus dem englischen Untersenon beschriebene, auf der Konvexseite mit so auffälligen, groben Stachelwarzen besetzte *Aptychus* (*A. spinosus* Cox), den wir als einen besonderen, vielleicht auf *Mortoniceras* beziehbaren Typus, „*Spinaptychus*“, betrachten scheint nach seinem Autor aus dreierlei Lagen zu bestehen: einer unteren dichten ohne jede wahrnehmbare Sonderstruktur, einer mittleren, sehr transparenten, deren eventuell ursprünglicher (? cellularer) Feinbau dann offenbar völlig von den heute hier allein sichtbaren Calcitkriställchen ver-

<sup>1</sup> Auch Meek und Hayden (1864, p. 119) konstatierten an ihrem zu *Scaphites Cheyennensis* gehörigen *Aptychus* (= *Striptychus Cheyennensis* Trth.) bloß das Vorhandensein einer einzigen Schichtlage ohne jeden Cellularbau, von der sie annahmen, daß sie vielleicht nur der Innenschichte sonstiger Aptychen entsprochen habe. Wenn Meek (1885, p. 418) aber glaubte, daß diese Schichtlage horniger und nicht kalkiger Natur gewesen sei, und wenn Meneghini (1867—81, p. 114) überhaupt bei den *Scaphites*-Aptychen eine conchyolinartige Innenschicht vermutete, so ist dies, nach all den anderen Erfahrungen an *Striptychen*, gewiß höchst unwahrscheinlich.

<sup>2</sup> Leider sind unsere Bemühungen, uns in den Besitz eines Schalenfragmentes des norddeutschen *Aptychus leptophyllus* zu setzen, vergeblich gewesen, so daß wir keine mikroskopische Untersuchung des Aufbaues dieser Art vornehmen konnten.

wischt sein müßte, und einer oberen dünnen von anscheinend parallelblättrigem Aussehen.

Schließlich haben wir noch des von Hébert (1855, p. 368, Taf. XXVIII, Fig. 8a, ?b) aus dem Obersenon von Meudon bei Paris bekannt gemachten *Aptychus crassus* Hé b. zu gedenken, der strukturell von allen anderen Oberkreideaptychen auffällig verschieden gewiß als Vertreter eines besonderen Typus — „*Crassaptychus*“ nach unserer Benennung — angesehen zu werden verdient.<sup>1</sup> Er besitzt eine für eine oberkretazische Form ungewohnt starke Schale, die eine ziemlich glatte, dünne Innenschicht und darüber eine Schichtlage von tubulös-zelligem Feinbau aufweist, die dadurch einigermaßen an die Mittellage der oberjurassischen Laevaptychen erinnert; die Zellenröhrchen wären nach Hébert's Angabe ungefähr senkrecht gegen die Innenlage gerichtet. Ob eine von Hébert als isoliertes Bruchstück (l. c., Fig. 8b) gefundene, sehr dick werdende Schalenbildung mit dem gekrümmten Lateralrand parallel liegenden Tubulis tatsächlich, wie er meinte, die Ober- („Außen“-)schicht des erörterten Aptychus darstellt, dünkt uns überaus fraglich.

## D) Die Benennung und Systematik der Aptychen.

### a) Bisherige Benennungsweise der Aptychen.

Während die ältesten Namen, welche den zweiklappigen Ammonoidenopercula beigelegt worden sind, so die Bezeichnungen *Tellinoides* (Scheuchzer, 1702), *Tellinites* (Walch, 1771—73), *Trigonellites* (Parkinson, 1811), *Solenites* (Schlotheim, 1820), *Lepadites* (Germar, 1827), *Bufonites* (Deluc, 1800) und *Ichthyosagones* (Bourdet de la Nièvre, 1822), sich niemals hiefür einzubürgern vermochten, da ihnen, wie man ja bald erkannte, die falsche Vorstellung zugrunde gelegt war, daß es sich bei diesen Fossilien um Muscheln, Crustaceenreste oder Fischgaumenzähne handle, hat die ihnen 1829 von Meyer gegebene, nichts über ihre Herkunft besagende Benennung „*Aptychus*“ schnelle und auch ziemlich allgemeine Annahme gefunden und bis heute unbestritten seine Verwendung behauptet.<sup>2</sup>

Freilich, wenn Meyer (1829, p. 125) die Wahl dieses Namens mit den Worten begründet „»*Aptychus*« von ἀπτερυχος, ein Körper, welcher zweiteilig ist, als wenn er sich zusammenlegen ließe,<sup>3</sup> aber unmöglich

<sup>1</sup> Der Bezugsammonit noch völlig unbekannt.

<sup>2</sup> Jüngeren Datums als Meyer's Wort *Aptychus* sind dann noch die unseren Fossilien gegebenen Namen *Münsteria* (Deslongchamps, 1835), *Teudopsis* (Coquand, 1841) und *Aptychoteuthis* (Jourdan in Reynès, 1867). Von den Bezeichnungen, die man etwa auf einzelne paläozoische Goniatiten-Opercula angewendet hat unter der Voraussetzung, daß sie Phyllocaridenreste seien, soll hier nicht weiter die Rede sein.

<sup>3</sup> 1831, p. 393, sagt Meyer noch zur Ergänzung: „... ist hier dieses Tier *Aptychus* (Unfalter) genannt, von ἀπτερυχος, welches nach δειπτερυχος (eine zweiteilige Tafel, worauf geschrieben wurde und die man zusammenlegen konnte; Falter) gebildet ist.

zusammenlegen läßt (»Unfalter«)“ und später (1831, p. 393) erklärend noch hinzufügte, „nach Art der Entwicklung der Schloßgegend“ (= Symphyse) „zu urteilen, vermochten die beiden Hälften nicht sich zusammenzuklappen; sie waren nur einer geringen gegenseitigen Bewegung und Neigung fähig, unter der sie auch in den Gesteinsschichten bisweilen angetroffen werden“,<sup>1</sup> so wird uns dies heute, wo wir bei manchen Aptychentypen eine sehr beträchtliche Zusammenklappbarkeit der beiden Valven kennen (vgl. die Textfig. 2 p. 185), nicht mehr als richtig gelten und deshalb der Name *Aptychus* von seinem Autor eigentlich als wenig glücklich gewählt erscheinen. Aber gleichwohl werden wir natürlich an dem allgemein üblich gewordenen Ausdruck festhalten. Zur Unterscheidung von den zweiklappigen Aptychen hat dann noch O p p e l (1856—58, p. 194 [p. 74] Fußnote) die sozusagen ein primitiveres Entwicklungsstadium des Deckelapparates darstellenden e i n s c h a l i g e n („ungespaltene“) Typen (speziell des Unterlias) als „*Anaptychus*“ (von ἀνάπτυχος = entfaltet) angesprochen, ein Terminus, der gleichfalls in der Literatur geneigte Aufnahme gefunden hat.

Gegen den fast überall herrschend gewordenen Brauch, die Ammonitenopercula — ähnlich wie irgend ein anderes Petrefakt — binär zu benennen, indem man dem wie einen „Gattungsnamen“ gehandhabten Worte „*Aptychus*“, resp. „*Anaptychus*“ einen das Objekt nach Art einer „Spezies“ näher charakterisierenden zweiten Namen und zuletzt noch dessen Autor beifügt (z. B. *Aptychus laevis* H. v. M., *A. Didayi* C o q u.), ist zuweilen eingewendet worden, daß es sich bei den Aptychengebilden ja doch nur um ein einzelnes Organ der Ammonitentierte handle und daß sie deshalb unbedingt — gemäß den Gesetzen der zoologischen oder paläontologischen Nomenklatur — nur den Namen des ihnen jeweils entsprechenden Ammonitengehäuses zu tragen hätten (z. B. „*Aptychus* des *Scaphites spiniger* Schlüt.“ oder „*Aptychus ad: Scaphites spiniger* Schlüt.). Demgemäß ist B u c h (1849, *Aptychus*) der Ansicht gewesen, daß eine Beschreibung (und entsprechende Namengebung) von Aptychen überhaupt nur dann erfolgen sollte, wenn man die ihnen zugehörigen Ammoniten kenne, und V e r n e u i l und D e s h a y e s (1838, p. 31), R e y n è s (1867, p. 50), R e t o w s k i (1894, p. 219) und O’C o n n e l l (1921, p. 2—3) haben die Berechtigung einer besonderen Artbenennung von Aptychenschalen nur für solange zugegeben, als man ihre Bezugsammoniten nicht kenne, während sie in demselben Augenblicke, da dies nachträglich geschehe, als „Arten“ eingezogen und unter dem Namen eben dieses Ammoniten angeführt werden müßten.

Wäre das Vorkommen der Aptychen in der Wohnkammer ihrer Ammoniten eine so häufige Erscheinung wie im lithographischen Mergel von

<sup>1</sup> M e y e r wußte ja übrigens auch noch nicht, daß die Aptychen in der Wohnkammer bewegliche Verschußdeckel der Ammoniten darstellen, sondern hielt sie erwähnenswerth (vgl. p. 173) für innere, schulpartige Schalenbildungen von nackten, dibranchiaten Cephalopoden.

Solenhofen, aus dem Oppel (1863, p. 219 ff., p. 247—248) eine bemerkenswert stattliche Anzahl von aptychenführenden Ammonitenspezies bekannt gemacht hat, so würde man sich wohl eher den obigen Standpunkt zu eigen machen können. Nun bildet aber das Solenhofener Vorkommen einen ganz sporadischen Einzelfall gegenüber der Regel, daß sich die Aptychenschalen für gewöhnlich getrennt von den sie einst beherbergenden Gehäusen vorfinden. Darum ja unsere nur so langsam fortschreitende Erkenntnis von den natürlichen Beziehungen zwischen beiden, darum ja auch die kaum beachtenswerte Förderung, welche im Gegensatz zu den Erwartungen Waagen's die Systematik der Ammoneen durch das Studium von deren Opercula erfahren hat.<sup>1</sup> Aus diesen Gründen und auch aus dem Bedürfnisse des Stratigraphen wird man sich dem von Zittel (1868, p. 52), Meneghini (1867—81, p. 113 u. 116) und Blaschke (1911, p. 152 bis 153) vertretenen Standpunkte nicht verschließen können, daß man die Aptychen, diese wichtigen und in gewissen alpinen Ablagerungen zuweilen einzigen Leitfossilien, bis auf weiteres mit besonderen Namen belegen müsse, denen nun allerdings nicht die Bedeutung des sonst üblichen Speziesbegriffes zukomme.

b) „Typus“ und „Form“ als Grundlage einer neuen Benennungsart.

Da nach all den bisherigen Beobachtungen und wie ja übrigens wohl schon von vornherein zu erwarten gewesen, die Ammonoideen sicherlich eine merklich größere Mannigfaltigkeit in der Ausbildung ihrer Gehäuse darbieten als bezüglich ihrer an sich wenig abwechslungsreichen Opercula, ist es klar, daß dieselbe oder doch fast dieselbe Aptychenform zugleich mehreren mit einander verwandten Ammonetenarten und selbst ein und derselbe Aptychentypus auch einigen differenten, — allerdings sich systematisch mehr minder nahestehenden — Ammoneengattungen zukommen kann, so z. B. der *Aptychus (Lamellaptychus) lamellosus* Park. einigen verschiedenen *Oppelia*-Arten und der nigrescente Aptychentypus (= *Cornaptychus* Trth.) gemeinsam den Gattungen *Harpoceras*, *Hecticoceras*, *Sonninia* und *Dumortieria*.<sup>2</sup>

Daraus folgt aber, daß, wenn wir in allen Gestaltungszügen übereinstimmende Gehäuse des gleichen Ammonitengenus derselben Ammonitenart und ebenso die übereinstimmenden Valven des gleichen „Aptychengenus“ — oder richtiger gesagt „-Typus“ — derselben Aptychenart — oder besser gesagt „-Form“ — zuweisen, deren beiderseitiger Umfang nicht harmo-

<sup>1</sup> Waagen (1870, p. 197) versuchte nämlich auf das Fehlen oder Vorhandensein dieser von ihm für Nidamentaldrüsendeckel gehaltenen Schalen und deren verschiedene Ausbildung die Ammonitensystematik zu basieren und erhoffte sich deren weiteren Ausbau ganz besonders durch diese Methode.

<sup>2</sup> Das umgekehrte Verhältnis — wie es bezüglich des Genus *Haploceras* (und auch *Oppelia*) zu obwalten scheint, dem gleichzeitig sowohl der lamellose (= *Lamellaptychus*) als der punctate Aptychentypus (= *Punctaptychus*) eignen dürfte, — ist dagegen eine bei den Aptychen ansonsten kaum wo festgestellte Abnormität.

nieren würde. Auf eine Aptychenform würden ja wohl in der Regel mehrere Ammonitenspezies entfallen und, wie schon angedeutet, zudem gar oft auch auf einen Aptychentypus ein paar Ammonitengenera. Deshalb und nach dem ja der Erhaltungsmodus der Aptychen (vgl. p. 191—192) allezeit ganz unvergleichlich mehr isolierte als an bestimmte Ammonitengehäuse geknüpfte Exemplare finden läßt und zur Untersuchung bringen wird, erhellt die volle Berechtigung, ja, wir müssen sagen, die wissenschaftliche Notwendigkeit, die Aptychen unabhängig von den Ammoniten zu benennen und systematisch zu behandeln, fast so, wie wenn sie eine besondere Gruppe von Konchylien wären. Dies führt uns aber naturgemäß zu der Aufstellung eines ähnlichen „Hilfssystemes“ mit binärer Namengebung, wie es vor einiger Zeit Till in Würdigung analoger Momente für die fossilen Cephalopoden-Schnäbel geschaffen hat.<sup>1</sup>

Doch ist man bei den Aptychen insofern in einer besseren Lage, als man ihre Typen größtenteils in den Stammbaum der Ammoneen einzugliedern vermag, während sich Till, der ausgezeichnete Monograph der Ryncholithen, zumeist damit begnügen mußte, sie nur ganz allgemein den „Nautilen“ oder andererseits den „Nicht-Nautilen-Cephalopoden“ (wahrscheinlich Belemniten) zuzuweisen.

### c) Die „Aptychen-Familien“ des älteren Schrifttums als Analoga der „Typen“.

In einem Nomenklatorsystem der Aptychen muß zunächst der allgemeine, durch die Schalenstruktur und ebenso durch die wesentliche Skulpturenentwicklung bedingte „Typus“, wie wir ihn nach dem Obigen lieber anstatt „Gattung (Genus)“ nennen, zum Ausdruck kommen, und ferner die den Begriff der „Form (forma)“ — so sagen wir lieber anstatt „Art (Spezies)“ — bildende Eigenart, die einen bestimmten Aptychus von anderen desselben „Typus“ unterscheidet. Daß diesen Begriffen „Typus“ und „Form“ dabei auch ein phylogenetischer Inhalt innewohnt, ist sicherlich schon zur Genüge aus unseren obigen Darlegungen hervorgegangen.

Die Zweckmäßigkeit, die Aptychen nach ihrem jeweiligen Typus zu gliedern, haben die sich mit ihnen beschäftigenden Paläontologen eigentlich schon seit langem empfunden; sie haben aber dieser Erkenntnis fast niemals durch den Benennungsmodus selbst Rechnung getragen, sondern sich gewöhnlich darauf beschränkt, die in herkömmlicher Weise mit dem „Gattungs“-Namen „Aptychus“ (respektive „Anaptychus“) und noch mit einem „Art“-Namen belegten Schalen höchstens durch eine beigefügte Erläuterung einer engeren „Familie“ oder „Gruppe“ zuzuweisen.

Der Erste, welcher solche ungefähr etwa unserem „Typus“ analoge „Familien“ bei den Aptychen aufgestellt hat, ist 1837 V o l t z (Notiz, p. 305; Vortrag, p. 434—437; vgl. auch C o q u a n d, 1841, p. 377) gewesen; er un-

<sup>1</sup> Vgl. A. T i l l's diesbezügliche Veröffentlichungen im Jahrb. d. k. k. geolog. Reichsanst., Wien, Bd. LVI (1906) bis LIX (1909) und in den Verhandl. d. k. k. geolog. Reichsanst., Wien, 1911, p. 360.

terscheidet die „*Cornei*“ (mit *Aptychus elasma* H. v. M.), die er von den „*Falciferi*“ (= *Harpoceras*), dann die „*Imbricati*“ (mit *Aptychus imbricatus* H. v. M.), die er von den „*Planulati*“ (= *Perisphinctes*), „*Flexuosi*“ (= *Oppelia*) und „*Amalthei*“ (= *Amaltheidae*), und endlich die „*Cellulosi*“ (mit *Aptychus laevis* H. v. M.), die er von den „*Macrocephali*“ (= *Macrocephalites*) und den „*Dentati*“ (= *Cosmoceratidae*) ableiten wollte, was aber teilweise entschieden unrichtig ist. Meyer verwendete dann (1838, p. 417) für die Voltz'schen *Cellulosi* den Ausdruck „*Laevigati*“ und bezog in die „*Imbricati*“ auch Voltz' *Cornei* ein. Zittel fügte 1868 (p. 50—53) den „*Cellulosi*“, deren Zugehörigkeit zu den perarmaten Ammoniten (Aspidoceraten) inzwischen durch Quenstedt (1843; 1846—49), Oppel (1863) u. a. sicher festgestellt worden war, den „*Imbricati*“, worunter er die Deckel der *Flexuosi* und *Falciferi* verstand, und den stachelig-warzigen „*Aptychen der Planulaten*“ noch eine weitere Gruppe hinzu, die „*Punctati*“, das ist der mit den Lamellosen innig verwandte Formenkreis des *Aptychus punctatus* Voltz mit mehreren ausgesprochen alpin-mediterranen „Arten“ (aufgezählt von Zittel, 1868, l. c., p. 51). Ein weiterer Ausbau dieses Systemes wurde durch Meneghini und Bornemann gebracht, welche (1876, p. 89) neben den *Anaptychi*, deren Zugehörigkeit zu *Psiloceras*, (?) *Aegoceras*, *Arietites* und *Amaltheus* insbesondere durch Oppel (1856—58; 1863) und Waagen (1870) konstatiert worden war, und den „*Cellulosi*“ (von *Simoceras*, *Aspidoceras*) die „dünnschaligen *Lamellosi* mit hinfalliger Innen-“ (= Unter-), „schicht“ (von *Harpoceras*), die relativ „dickschaligen *Lamellosi* mit stärkerer Innenschicht“ (von *Oppelia*, *Haploceras*), die den Genera *Stephanoceras* und *Perisphinctes* entsprechenden „*Papillosi*“, die den letzteren ähnlich erklärten *Scaphites*-Aptychen und endlich die auf *Baculites* bezogenen „*Rugosi*“ kreieren.<sup>1</sup> Ähnlich unterscheidet Meneghini (1867—81, p. 114) neben den *Anaptychi* und den „*Laeves*“ (= *Cellulosi* Voltz, von *Simoceras*, *Aspidoceras*) die „dünnschaligen *Sulcati*“ (von *Harpoceras*), die relativ „dickschaligen *Sulcati*“ (von *Oppelia*, *Haploceras* und *Scaphites*) und die „granulierten“ (von *Stephanoceras*, *Perisphinctes* und [?] *Cosmoceras* stammend).

Nachdem Fischer, 1882, p. 377, die Scaphiten-Aptychen in der wohl irr tümlichen Annahme einer Verwachsung ihrer beiden Valven längs der Medianlinie als „*Synaptychus*“ bezeichnet hatte,<sup>2</sup> gab Hoernes

<sup>1</sup> Als einer letzten Gruppe von Ammonitendeckeln gedenken sie zuletzt noch (l. c. p. 90) der eigenartigen kretazischen *Sidetes* Gieb., die unseres Ermessens hingegen Reste von Cephalopodenkiefen sind (vgl. p. 246). Als „aptychenlose Ammoniten“ führen Meneghini und Bornemann (l. c. p. 89; Meneghini, 1867—81, p. 114) die Gattungen *Phylloceras*, *Lytoceras*, *Arcestes* und *Pinacoceras* an, eine Serie, in die Waagen (1870, p. 197) auch *Trachyceras* ausdrücklich aufgenommen hatte. Bei *Arcestes* hat indessen später Mojsisovics einen *Anaptychus* nachgewiesen (vgl. p. 235).

<sup>2</sup> Kilian (1907—13, p. 244) hat einen „*Synaptychus*“ aus dem Barrême von Südostfrankreich angeführt, ohne ihn aber leider näher zu kennzeichnen, so daß diese Form vorläufig ein *nomen nudum* ist. Mit den oberkretazischen Scaphitenaptychen, den

(1884, p. 314—315) wieder eine Einteilung der Ammonitendeckel in die *Anaptychi* und in die eigentlichen *Aptychi* mit den Gruppen der *Imbricati* oder *Lamellosi* (von *Harpoceras*, *Oppelia*, *Haploceras*, *Scaphites* etc.), der „*Granulosi*“ (von *Stephanoceras*, *Perisphinctes*, *Cosmoceras*) und der *Cellulosi* oder „*Punctulati*“ (von *Simoceras*, *Aspidoceras* etc. stammend).

Auf all diesen Arbeiten seiner Vorläufer fußend, hat darauf Zittel in seinem „Handbuch der Paläontologie“ (1885, p. 402—403) die folgenden Gruppen von Aptychen samt den ihnen entsprechenden Ammonitengattungen angeführt: a) *Cellulosi* (ad *Aspidoceras*, *Waagenia* Neum.), b) *Granulosi* (ad *Perisphinctes*), c) *Rugosi* (ad *Baculites*), d) *Imbricati* (ad *Oppelia*), e) *Punctati* (? ad *Haploceras*), f) „*Nigrescentes*“ (ad *Harpoceras*), g) „*Coalescentes*“ (= *Synaptychus* Fisch.; ad *Scaphites*)<sup>1</sup> und h) „*Simplices*“ (= *Anaptychus* Opp.; ad *Psiloceras*, *Aegoceras*, *Arietites*, *Amaltheus*).<sup>2</sup> Einzelne dieser Gruppenbezeichnungen sind endlich noch von Choffat (1893, p. 73),<sup>3</sup> Steinmann (1907, p. 319) und O'Connell gebraucht worden. Die letztgenannte Autorin zerlegt dabei die „*Imbricati*“, was ja sachlich vielleicht als ganz passend erscheinen mag, in zwei Untergruppen, in eine jurassische „*Lamellosus*-Gruppe“ ohne und in eine kretazische (speziell neokome) „*Didayi*-Gruppe“ mit *angulicostatus*-artiger Berippung. Nicht zu billigen ist es aber, wenn sie dieser Untergruppe den nur durch Konvergenz derartig berippten und vielmehr den „*Rugosi*“ zugehörigen *Aptychus insignis* Héb. zuweist; auch der von ihr vorgenommenen Einbeziehung des *Aptychus rugosus*, dieses Musterbeispiels der „*Rugosi*“, und des „lamellosen“ *Aptychus Beyrichi* in die „*Punctati*“ können wir natürlich nicht zustimmen.

Aus der Zusammenfassung all der hier erwähnten, den verschiedenen Aptychengruppen oder -typen im Laufe der Zeit gegebenen Namen ergibt sich folgende Synonymik derselben:

- a) *Anaptychus* Opp., 1856—58 = *Simplices* Zitt., 1885 (ad *Psiloceras* etc.).
- b) *Cornei* Voltz, 1837 = „dünnchalige *Lamellosi*“, Menegh. et Bornem., 1876 = „dünnchalige *Sulcati*“, Menegh. 1867—81 = *Nigrescentes*, Zitt., 1885 (ad *Harpoceras*; nach gelegentlichen späteren Beobachtungen offenbar auch ad *Hecticoceras*, *Sonninia*, *Dumortieria*).

„*Synaptychi*“ Fischer's, wird sie ja schwerlich in engerer Beziehung stehen. Sollte es sich aber dabei nicht etwa um einen Aptychus mit sekundärer Klappenverwachsung nach Art des *Pteraptychus Numida* Coqu. aus dem algerischen Aptien gehandelt haben? (Vgl. p. 232.)

<sup>1</sup> So wie der Fischer'sche Name „*Synaptychus*“ geht auch der von Zittel gewählte „*Coalescentes*“ auf die kaum je (höchstens ganz ausnahmsweise) zutreffende Voraussetzung einer medianen Valvenverwachsung der *Scaphites*-Aptychen zurück.

<sup>2</sup> Diese Gruppenbezeichnungen werden übereinstimmend auch bei Zittel-Broili, 1921, p. 528, aufgezählt.

<sup>3</sup> Mit Angabe von *Aspidoceras*, *Simoceras* und *Waagenia* als Bezugsammoniten der „*Cellulosi*“.

- c) *Imbricati* Voltz, 1837 = „dickschalige *Lamellosi*“, Menegh. et Bornem., 1876 = „dickschalige *Sulcati*“, Menegh., 1867—81 (ad *Oppelia*; *Haploceras*, p. p.).
- d) *Punctati* Zitt., 1868 (ad ? *Oppelia* et *Haploceras* p. p.).
- e) *Papillosi* Menegh. et Bornem. 1876 = *Granulosi* R. Hoern., 1884 (ad *Stephanoceras*, *Perisphinctes* etc.).
- f) *Cellulosi* Voltz, 1837 = *Laevigati* H. v. Mey., 1838 = *Laeves* Menegh. 1867—81 = *Punctulati* Hoern., 1884 (ad *Aspidoceras* etc.).
- g) *Synptychus* Fisch. 1882 = *Coalescentes* Zitt., 1885 (ad *Scaphites*).
- h) *Rugosi* Menegh. et Bornem., 1876 (ad *Baculites*).

Nachdem bereits Meyer (1829, p. 127, 169; 1831, p. 397—399; 1838, p. 417) einen *Aptychus laevis latus* von einem *A. laevis longus* und einen *Aptychus imbricatus profundus* von einem *A. imbricatus depressus* unterschieden hatte, hat Dollfus (1863, p. 44) wieder die dreigliedrige Bezeichnungsart der Aptychenschalen aufgegriffen, da sie ihm die beste Möglichkeit zu bieten schien, hier außer dem Aptychencharakter des Fossils überhaupt (1. Wort „*Aptychus*“, von Meyer und Dollfus als Gattungsbegriff betrachtet) und seiner „Spezies“ (3. Wort = „Form“ unserer Nomenklatur) auch das die letztere allgemeiner kennzeichnende „Subgenus“ (2. Wort = „Typus“ unserer Nomenklatur) zum Ausdruck zu bringen. Indem er also z. B. von einem *Aptychus laevis-brevis* (Dollf.) und einem *A. laevis-latus* (Dollf.) spricht, bemerkt er hiezu: „Reunir sous le même nom les *Aptychus* qui, d’après l’ensemble de leurs formes, semblent se rapporter à un même type d’Ammonites, cela est bon assurément;<sup>1</sup> mais ne serait-il pas juste aussi de conserver les noms spécifiques qui servent à distinguer ceux qu’il est permis de supposer appartenir à des Ammonites différentes, quoique du même type? Pour n’en citer qu’un seul exemple, le nom de *laevis* pourrait rester comme nom de sous-genre pour ainsi dire, et les mots *longus*, *latus*, *obliquus*, s’appliqueraient aux espèces diverses des *Aptychus* du type<sup>2</sup> lisse; de sorte, que l’on dirait *Aptychus laevis-latus*, par exemple, pour désigner un *Aptychus* lisse, mais se distinguant des autres par sa plus grande largeur.“

Von diesem Standpunkte Dollfus bei der Aptychenbenennung führt nur ein kleiner Schritt zu der Namengebung, die wir für die zweckmäßigste halten und nun in Vorschlag bringen.

#### d) Über die „Typen“ einer neuen Aptychensystematik im Allgemeinen.

Indem wir uns nochmals vor Augen halten, daß der „Typus“ der Aptychen nicht ident mit dem Gattungsbegriffe der Ammoniten, sondern für gewöhnlich weiter ist als dieser, und daß auch das gleiche Verhältnis zwischen der „Form“ der Aptychen und der „Spezies“ der Ammonitengehäuse be-

<sup>1</sup> So wie es etwa Quenstedt zu machen pflegte.

<sup>2</sup> „Type“, im Sinne des vorher gebrauchten Wortes „sous-genre“ gebraucht.

steht (vgl. p. 223), wollen wir uns für eine binäre Benennungsweise der Aptychenschalen mit Angabe ihres jeweiligen „Typus“ und ihrer „Form“ entscheiden. Naturgemäß ist ein solcher Benennungsmodus wegen seiner weiteren Fassung der bei den Ammoniten selbst üblichen nicht gleichwertig, sondern sozusagen nur analog. In dem Grade, als unsere Kenntnis der Beziehungen zwischen den Ammonitengattungen, resp. -arten und den Aptychentypen, bezüglich -formen sich erweitern und vertiefen wird, wird auch die Systematik der Aptychen gleichzeitig an phylogenetischem Wert gewinnen (vgl. die Tabelle).

Den Übergang von der Dollfus'schen Nomenklatur zu der unseren stellen wir her, indem wir den Ausdruck „*Aptychus*“ je mit einem der oberwähnten (p. 226—227) „Gruppen“-Worte verschmelzen und dadurch zunächst folgende „Typen“-Namen erhalten:

*Cornaptychus* Trth. an Stelle der *Cornei* Voltz (ad *Harpoceras* etc.).

*Lamellaptychus* Trth. an Stelle der *Imbricati* Voltz (= „dickschaligen *Lamellosi*“ Menegh. et Bornem.; ad *Oppelia*;<sup>1</sup> *Haploceras* p. p.)

*Punctaptychus* Trth. an Stelle der *Punctati* Zitt. (? ad *Haploceras* p. p. et ev. ad *Oppelia*).

*Granulaptychus* Trth. an Stelle der *Papillosi* Menegh. et Bornem. (= *Granulosi* Hoern.; ad *Stephanoceras*, *Perishinctes*, ? *Holcostephanus* etc.).

*Laevaptychus* Trth. an Stelle der *Cellulosi* Voltz (= *Laeves* Menegh.; ad *Aspidoceras* etc.)<sup>2</sup>

*Rugaptychus* Trth. an Stelle der *Rugosi* Menegh. et Bornem. (ad *Baculites*.)

Als Definitionen dieser Typen mögen — wenigstens vorläufig — die in Zittel's Handbuch (1885, p. 402—403) für die entsprechenden Gruppen gegebenen gelten.

Die für die *Scaphites*-Aptychen bisher gebrauchten Ausdrücke *Synaptychus* Fisch. und *Coalescentes* Zitt. können, da ihnen die unzutreffende Vorstellung einer dafür charakteristisch sein sollenden Valvenverwachsung zugrunde liegt, nicht festgehalten werden, und wir wählen des-

<sup>1</sup> Auch bei *Oecotraustes*, der sich ja der Gattung *Oppelia* innigst anschließt, wären wohl Lamellaptychen zu erwarten (vgl. Meek, 1876, p. 418).

<sup>2</sup> Ob sich die unseres Wissens bisher noch nicht beobachteten Aptychen des Genus *Peltoceras*, das ja gewissermaßen das Bindeglied zwischen den *Stephanoceratidae* (speziell *Perishinctes*) und den *Aspidoceratidae* (*Simoceras*, *Aspidoceras*) darstellen dürfte, mehr den Granulaptychen angeschlossen habe, wie wohl Meek (1876, p. 418) meinte, oder schon den Laevaptychen, müßte erst die Zukunft erweisen. Vielleicht kam es dabei an der Konvexfläche zur Entwicklung jener Imbricationsrippen, die Schwarz (1894) dann bei den Laevaptychen in die Tiefe — zwischen die Mittel- und Oberschicht — verlagert fand (vgl. p. 218).

halb hier im Hinblick auf die meist recht zarte, konzentrisch-streifenartige Oberseiten-Skulptur dieser dünn schaligen Aptychen den neuen Typusnamen

*Striptychus* Trth. an Stelle der *Coalescentes* Zitt. (= *Synaptychus* Fisch.; ad *Scaphites*).<sup>1</sup>

Die konzentrische Streifung, zu der zuweilen auch eine feine radiale hinzutreten kann (z. B. bei *Striptychus radiatus* [Fr.], vgl. Frič, 1889, p. 72, Textfig. 47, absätzig-radiale Streifen; bei *Str. radiosus* Trth. n. n., vgl. Reuss, 1845—46, Taf. VII, Fig. 13 und bei *Str. Ravnii* Trth. n. n., vgl. Ravn, 1902, Taf. III, Fig. 13, ununterbrochen fortlaufende Radialstreifen), ist nicht bei allen hierher gehörigen „Formen“ („Arten“) in völlig gleicher Weise ausgebildet, sondern einiger Abwechslung fähig. So ist sie bei manchen Formen so zart, daß sie sich gewissermaßen als feine, die Konvexfläche der Klappen bedeckende Linien oder dünne Streifen darstellt (z. B. *Str. Schlüteri* Trth. n. n., vgl. Schlüter, 1871—72, Taf. 23, Fig. 10—11); bei anderen erscheint sie mehr in Gestalt runzeliger Wellen oder Falten, welche selbst wieder feinste konzentrische Linien tragen können (z. B. *Str. complanatus* bei Fritsch und Schlönbach, Taf. 14, Fig. 9 a, b), oder die Streifen werden, indem sie etwas an Breite zunehmen und sich zudem unter Ausbildung eines ausgedehnten Flach- (dieser meist lateralrandwärts geneigt) und eines daneben ganz untergeordneten (schmalen) Steilhanges (dieser meist apicalwärts gerichtet) imbricationsartig aneinander reihen,<sup>2</sup> zu flachen „Imbricationsbändern“ oder „Streifenrippen“ (z. B. bei *Str. Roemeri* Trth. n. n., vgl. Schlüter, 1876, Taf. XLII, Fig. 4—5; *Str. obtusus* [Héb.], Hébert, 1855, Taf. XXVIII, Fig. 7).<sup>3</sup> Gelegentlich zeigen die *Striptychen* auch eine feine Granulation (z. B. *Str. obtusus* [Héb.], l. c.; *Str. spinigeri* Trth. n. n., vgl. Schlüter, 1871—72, Taf. XXV,

<sup>1</sup> Die Zugehörigkeit der *Striptychi* zu den Scaphiten ist durch Funde derselben in der Wohnkammer folgender Spezies und zwar oft in typischer „Ventralstellung“ klar erwiesen: bei *Scaphites auritus* Fr. und *Sc. Geinitzii* Ob. (vgl. bes. bei Geinitz, Frič (Fritsch), Fritsch u. Schlönbach), ferner bei *Sc. spiniger* Schlüt. (vgl. Schlüter, 1871—72, p. 83, Taf. XXV, Fig. 5—7; auch Ewald 1849, Buch 1849, Keferstein 1862—66 Taf. CXXXIV, Fig. 8), *Sc. Roemeri* Schlüt. (vgl. Schlüter 1876, p. 163, Taf. XLII, Fig. 4—5) und *Sc. Cheyennensis* Ow. sp. (vgl. Meek, 1876, p. 415, 438, Taf. XXXV, Fig. 3 d).

<sup>2</sup> Eine sozusagen „inverse“ Imbrication der konzentrischen Rippen — ihren Flachhang apical- und den Steilhang lateralrandwärts gerichtet — beobachteten wir als einen ganz ungewohnten Ausnahmefall bei einem dem Naturhistor. Museum gehörigen *Striptychus cf. cretaceus* (Münst.), Acqu. Nr. 1894, XII, 30, aus den Priesener Schichten von Priesen in Böhmen.

<sup>3</sup> Noch deutlicher ausgeprägt ist die Imbrication der flachen Streifenrippen bei dem *Aptychus Portlockii* Shrp. (vgl. Sharpe, 1857, Taf. XXIV, Fig. 2—4, und Blackmore, 1896, Taf. XVI, Fig. 8—12), den man dem Habitus nach wohl noch als *Striptychus* deuten könnte. Wenn aber Sharpe l. c. im Recht ist, daß er einem *Pachydiscus* (*P. Portlockii* Shrp.) zugehört, wäre sein striptychusartiges Aussehen nur durch eine Konvergenz bedingt und man hat ihn dann *Pseudostriptychus* zu nennen (vgl. p. 231).

Fig. 5—7), sehr selten auch gröbere Warzen (*Str. verrucosus* [Fr.]), vgl. Fritsch, 1910, p. 15, Taf. 10, Fig. 10). Ein Adsymphysalsaum ist bei den *Striptychen* in der Regel recht deutlich ausgeprägt. Die Gestalt der *Striptychen* ist gedrungen (L:B = 1:1) bis mäßig gestreckt (L:B = 1·9:1), wobei ein Verhältnis L:B = 1·5:1 bis 1·8:1 wohl am häufigsten angetroffen wird. Die schon als sehr groß geltende Länge (L : B = 1·9 : 1) des *Striptychus Strehlensis* Trth. n. n. (vgl. Geinitz, 1872—75, Taf. 35, Fig. 5), *Str. radiosus* Trth. n. n. (vgl. Reuss, 1845—46, p. 24, 54, Taf. VII, Fig. 13) und ganz vereinzelter Stücke des *Str. cretaceus* (Münst.) (vgl. Geinitz, 1872—75, Taf. 35, Fig. 8) wird nur durch die ungewohnt große (L : B = 2·6 : 1) eines von Geinitz abgebildeten Exemplares des *Str. cretaceus* (Münst.) var. n. *excentrica* Trth. übertroffen (vgl. p. 243).

Die ganz wenigen, bislang bei den jurassischen *Cosmocera tidae* (*Parkinsonia*, ? *Cosmoceras*, *Kepplerites*) angetroffenen Deckelklappen, die vielleicht gewisse Beziehungen zu den *Granulaptychi*, noch mehr aber ihrer Skulptur nach zu den *Striptychi* aufzuweisen scheinen, seien demgemäß — sozusagen — als die „Vorläufer“ der letzteren — mit dem provisorischen Namen „*Praestriptychus*“ belegt; wir sagen „provisorisch“, weil die allzu dürftige Kenntnis dieser Formen heute noch kein gesichertes Urteil über ihre Beschaffenheit zuläßt. Die konzentrischen Rippen ihrer Konvexfläche sind teils ziemlich zart (*Aptychus* der *Parkinsonia Garantiana* Orb. bei Steinmann-Döderlein, 1890, Fig. 465), teils etwas kräftiger (*Aptychus* des *Kepplerites* cf. *Galilaei* d'Orb. bei Nikitin, 1884, Taf. I, Fig. 5 a, 6) ausgebildet.

In einem Ammoniten der *Pachydiscen*-Sippe ist unseres Wissens erst ein einzigesmal ein *Aptychus* gefunden worden: eine große, aber für eine ausreichende Charakterisierung allzu dürftig erhaltene gedrungene Klappe (L : B = 1·25 : 1) in der Wohnkammer eines *Ammonites Stobaei* Schlüt. (recte = *Parapachydiscus pseudo-Stobaei* Mobj., vgl. Dienert, 1925, p. 118), den Schlüter (1871—72, p. 58) erwähnt hat. Steht nun also die Zugehörigkeit dieser Valve zu jener Sippe dadurch ziemlich außer Zweifel, so ist dies leider keineswegs mit ein paar von Sharpe aus dem Senon Englands (Norwich) beschriebenen, dünnschaligen *Aptychen* der Fall, die er wegen einer gewissen Übereinstimmung ihres Umrisses mit dem Mündungsquerschnitt einiger *Pachydiscen* und zum Teil auch wegen ihres Vorkommens an der gleichen Örtlichkeit ihnen zuschreiben wollte, eine Ansicht, die auch die Herren Dr. L. F. Spath und Dr. L. R. Cox für gerechtfertigt halten:<sup>1</sup> wir meinen da insbesondere den *Aptychus Portlockii* Shrp. (vgl. Sharpe, 1857, p. 56, Taf. XXIV, Fig. 2, 4 [Konvex-], Fig. 3 [Konkavseite]; Stolley, 1892, p. 230; Blackmore, 1896, p. 533, Taf. XVI,

<sup>1</sup> Nach freundlicher brieflicher Mitteilung Dr. Cox', der mit Dr. Spath die im British Museum aufbewahrten *Aptychen* mit den ihnen nach Sharpe's Meinung entsprechenden Ammoniten neuerdings verglichen hat, mit *Pachydiscus (Menuites) Portlockii* (Schlüt.), *Parapachydiscus Gollevillensis* (Shrp.) und *Pachydiscus Icenicus* (Shrp.).

Fig. 8—12 [Konvex-], Fig. 13 [Konkavseite]),<sup>1</sup> ferner *Aptychus Gollevillensis* Shrp. (vgl. Sharpe, l. c., p. 56, Taf. XXIV, Fig. 5) und *Aptychus Icenicus* Shrp. (vgl. Sharpe, p. 57, Taf. XXIV, Fig. 7 a, b). Von diesen „Arten“ schließt sich nun der *Aptychus Portlockii* (L : B = 1·5 : 1) gestaltlich gewiß weitgehend den relativ gedrungenen *Striptychus*-Formen an, von denen er sich höchstens durch seine markanter „imbricat“ erscheinenden Rippenbänder unterscheidet. Die beiden anderen Formen (*A. Gollevillensis* und *A. Icenicus*), die viel schmälere und weniger deutlich imbricate Rippen besitzen, sind überaus langgestreckt (bei der erstgenannten Form L : B = 26·1 : 1, bei der zweiten gar = 3·2 : 1) und gleichen oder überragen diesbezüglich den vorhin als relativ längsten *Striptychus* angeführten *Str. cretaceus* (M ü n s t.) var. *excentrica* Trth. (dessen L : B = 2·6 : 1). Durch Dünnheit der Schale und Ausbildung eines Adsymphysalsaumes herrscht gleichfalls gute Übereinstimmung mit den *Striptychi*.

So haben wir demnach, falls diese Aptychen tatsächlich, wie Sharpe gemeint, den *Pachydiscen* angehören, hier eine Gruppe vor uns, die sich — wenigstens vorläufig — kaum von den *Striptychi* der Scaphiten auseinanderhalten ließe, und diese merkwürdige Übereinstimmung würde im Wesen durch eine weitestgehende Konvergenz bedingt sein. Da wir dann aber diese Aptychen, als der Herkunft nach von den *Striptychi* verschieden, nicht mit demselben (weil genetisch empfundenen) Typusnamen belegen könnten, möchten wir sie, außerstande, sie heute von jenen morphologisch sicher abzutrennen, „*Pseudostriptychi*“ nennen. Solange für die obgenannten Formen nicht durch überzeugende Wohnkammerfunde der gesicherte Beweis für ihre Zugehörigkeit zu den Pachydiscen erbracht ist, wird man unseres Erachtens immer noch — sei es für eine, sei es für alle (abgesehen natürlich von jenem Aptychus des *Parapachydiscus pseudo-Stobaei*) — auch mit der Möglichkeit ihres Herkommens von Scaphiten zu rechnen haben, zumal ja solche im englischen Senon festgestellt sind (vgl. J u k e s - B r o w n e, 1904, p. 470 und D i e n e r, 1925, p. 195 ff.). Aus all dem geht der provisorische Charakter unseres Typus „*Pseudostriptychus*“ zur Genüge hervor.

Für die an ihrer Konvexseite vollkommen glatten, nicht einmal mit einer feinen konzentrischen Streifung versehenen oberkretazischen Formen wählen wir die Bezeichnung *Lissaptychus*. Auch in diesem Falle müssen wir leider den provisorischen Charakter dieses Typus, der sich vielleicht im Laufe der Zeit als phyletisch heterogen und daher nicht bestandfähig erweisen mag, ausdrücklich betonen. Immerhin spricht heute der Umstand, daß sein Hauptvertreter, der *Aptychus leptophyllus* Shrp.,<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Aber nicht die von Sharpe, l. c., Taf. XXIV, Fig. 6, dargestellte Form, die sich durch ihre viel schmälere Rippen ganz auffällig von dem obzitierten *Aptychus Portlockii* unterscheidet und nach unserer Überzeugung als ein echter *Striptychus* zu betrachten ist; wir nennen sie *Str. Sharpei* Trth. n. n.

<sup>2</sup> Für die Zugehörigkeit dieses Aptychus zu *Ammonites leptophyllus* Shrp. (= *Parapuzosia leptophylla* Shrp. sp., vgl. Diener, 1925, p. 130) spricht nach Sharpe die

von Sharp nicht unbegründet der Ammonitengattung *Parapuzosia* zugesprochen wird, für seine Berechtigung.

Die auffallend stachelig-warzige Skulptur leiht dem kürzlich von Cox (1926, p. 577, Taf. XXIV, Fig. 1—3) aus dem englischen Untersenon (resp. oberen Coniacien) beschriebenen *Aptychus spinosus* Cox ein so eigenartiges, von dem aller anderen Aptychenformen verschiedenes Gepräge, daß wir ihn gewiß mit gutem Recht zum Repräsentanten eines besonderen Typus, *Spinaptychus*, erheben können. Nach Cox wäre vielleicht an seine Zugehörigkeit zu *Mortoniceras* zu denken.

Zwei weitere selbständige Typen liegen uns ferner jedenfalls in *Aptychus Numida* Coqu. und in *Aptychus crassus* Hé b. vor.

Der von Coquand (1854, p. 140 u. 148, Taf. III, Fig. 1) aus dem algerischen Aptien bekannt gemachte *Aptychus Numida* erscheint namentlich durch die — wohl sekundär erworbene — anaptychenartige Verwachsung seiner beiden Valven und die eigentümliche, etwa an die Fiederung einer Vogelfeder (griech. πτερόν) erinnernde Stellung der von der Symphyse ausgehenden Rippen gekennzeichnet. Indem wir diese beiden Eigenschaften seinem Typus zugrundelegen, bezeichnen wir ihn, an jene fiedrige Rippenstellung anspielend, als „*Pteraptychus*“.

Die gelegentlich einmal von Zittel (1885, p. 449) ausgesprochene Meinung, daß es sich dabei um einen Deckel von „Kreide-Amaltheen“<sup>1</sup> handeln könnte, ist völlig unerwiesen. Uns scheint es nicht ausgeschlossen, daß eventuell *Desmoceras*-artige Ammoniten dafür in Betracht zu ziehen wären. Aber auch dies ist vorläufig eine reine Vermutung.

Auf dem dem Obersenon von Meudon bei Paris entstammenden *Aptychus crassus* Hé b. (vgl. Hébert, 1855, p. 368, Taf. XXVIII, Fig. 8 a [und ?? 8 b]<sup>2</sup> und Hébert, 1859, p. 143) errichten wir den neuen Typus „*Crassaptychus*“, der wie jene seine einzige „Form“ (*Crassaptychus crassus* Hé b. sp.) vornehmlich durch die im Vergleich zur dünnen glatten Unterschicht sehr dicke und zellig-tubulös struierte höhere Lage (wahrscheinlich die „Mittelschicht“) charakterisiert wäre. Hiedurch unterscheidet er sich wesentlich von allen anderen Oberkreideaptychen, erinnert aber dafür einigermaßen an die *Laevaptychi* des Malm mit ihren kräftigen, zel-

---

gute Übereinstimmung von dessen Mündungsquerschnitt mit der Gestalt des Ammoniten und auch das Zusammenvorkommen der beiden im gleichen Niveau und an denselben Örtlichkeiten (Brighton etc.), eine Beobachtung, deren Richtigkeit uns brieflich neuerdings durch Herrn Dr. L. R. Cox bestätigt worden ist. Nähere Literaturhinweise über den *Lissaptychus leptophyllus* (Sharp) und die anderen *Lissaptychus*-Formen, vgl. p. 244.

<sup>1</sup> Das wären nach der damaligen Systematik Zittel's etwa die Ammonitengenera *Buchiceras*, *Sphenodiscus*, *Neolobites*, *Placenticeras* und *Schloenbachia* gewesen, von denen aber im vorliegenden Falle dem geologischen Alter nach nur die beiden letzten und der Form nach speziell die letzte in Frage gekommen wären.

<sup>2</sup> Von dem Fig. 8 b dargestellten Fragment (angebliche Außen-[Ober-]schichte des *Aptychus crassus*) erscheint es uns äußerst fraglich, ja ziemlich unwahrscheinlich, daß es wirklich dazu gehört. Wir möchten eher glauben, daß die Oberschicht dünn und darum sehr hinfällig gewesen sei.

lig-maschigen Klappen. Der Bezugsammonit unseres *Crassaptychus* ist noch völlig unbekannt.

Den von Oppel (1856—58, l. c.) für die einschaligen Ammonitenopercula des Lias geprägten Namen „*Anaptychus*“ wollen wir in diesem Sinne als Typus gerne beibehalten. Er ist bisher bei den *Psiloceren*, ? *Aegoceren*,<sup>1</sup> *Arietiten* und *Amaltheen* angetroffen worden.

Hingegen dürfte es nicht unzweckmäßig sein, den viel älteren, aus dem Paläozoikum (besonders Devon) bekannten einheitlichen *Goniatiten*-deckeln, die bislang gleichfalls als „*Anaptychi*“ angesprochen wurden, eine selbständige Bezeichnung zu geben. Wir schlagen hiefür „*Palanaptychus*“ vor, ohne heute diesen provisorischen Typus näher definieren zu können. Dies und seine eventuell notwendige weitere Zerlegung müßte zusammen mit der Scheidung von den gestaltlich so ähnlichen *Phyllocarida*-Schalen die Aufgabe eines künftigen Darstellers der alten Ammonoideen-Opercula bilden. Dasselbe gilt für die zweivalvigen unter denselben, die man gelegentlich im Devon und Unterkarbon (Kulm) angetroffen hat, und wohl passend als „*Palaptychi*“ den mesozoischen *Aptychen* gegenüberstellen kann.

Wir haben demnach insgesamt folgende „Typen“ der Ammonoideen-Opercula zu unterscheiden:

*Palanaptychus* (ad: *Goniatitidae*),

*Palaptychus* (ad: *Goniatitidae*),

*Anaptychus* Opp. (ad: *Arcestes*, *Psiloceras*, ? *Aegoceras*, *Arietites* *Amaltheus*),

*Cornaptychus* (ad: *Harpoceras*, *Hecticoceras*, *Sonninia*, *Dumortieria*),

*Lamellaptychus* (ad: *Oppelia* p. p., ? *Oecotraustes* [vgl. p. 228, Fußnote<sup>1</sup>], *Haploceras* p. p.),

*Punctaptychus* (ad: ? *Oppelia* p. p., ? *Haploceras* p. p.),

*Granulaptychus* (ad: *Stephanoceras*, *Perisphinctes*, ? *Holcostephanus*),

*Laevaptychus* (ad: *Aspidoceras* = *Waagenia* Neum., ? *Simoceras*),<sup>2</sup>

*Praestriaptychus* (ad: *Parkinsonia*, ? *Cosmoceras*, *Kepplerites*),

*Pteraptychus* (ad: ? *Desmoceras*),

*Spinaptychus* (ad: ? *Mortoniceras*),

*Lissaptychus* (ad: ? *Parapuzosia*),

*Striaptychus* (ad: *Scaphites*),

*Pseudostriaptychus* (ad: ? *Pachydiscus*, *Parapachydiscus*),

*Rugaptychus* (ad: *Baculites*),

*Crassaptychus* (ad: ?).

Die weitgefaßte H. v. Meyer'sche Bezeichnung „*Aptychus*“ wird man selbstverständlich bei solchen Formen verwenden, die sich wegen

<sup>1</sup> Eine damit ausgestattete bestimmte *Aegoceras*-Art ist uns eigentlich nicht bekannt, doch wird die Gattung *Aegoceras* in der Literatur als anaptychenführend bezeichnet.

<sup>2</sup> Bezüglich *Peltoceras* vgl. p. 228, Fußnote<sup>2</sup>.

ihrer noch unzulänglichen Kenntnis vorläufig keinem speziellen Typus zuweisen lassen; so beispielsweise bei dem *Aptychus Caid* Coqu. aus dem algerischen Aptien (vgl. Coquand, 1854, p. 140 u. 148, Taf. III, Fig 2) und dem *Aptychus Blainvillei* Coqu. aus dem unteren Neokom von Vêrignon (Var), dessen von Coquand (1841, p. 387, Taf. IX, Fig. 8—9) angegebene Zugehörigkeit zu den „Cellulosi“ (= *Laevaptychus*) uns nicht recht wahrscheinlich dünkt.

Zur vollständigen Bezeichnung der einzelnen, einem bestimmten „Typus“ eignenden Aptychen wird ihr „Form“-Name — analog wie der Artname eines Ammoniten seinem Gattungsnamen — dem „Typus“-Namen mit Beifügung des „Autors der Form“ nachgesetzt. Wir sprechen also von einem *Lamellaptychus lemellosus* (Park.), *L. Beyrichi* (Opp.) und von einem *Rugaptychus rugosus* (Shrp.), *R. Knorrianius* (Schlüt.) Trth. n. n. usw. Bei der Wahl eines Form-Namens mag es sich empfehlen, wenn eine Form als neu erkannt und dabei auch an einer bestimmten Ammonitenspezies festgestellt wird, ihr deren Artnamen beizulegen, ein Vorgang, wie wir ihn übrigens nicht selten bereits befolgt sehen. So hat Quenstedt z. B. von einem *Aptychus* (= *Cornaptychus*) *hecticus* Qu. gesprochen, der dem *Hecticoceras hecticum* entspricht, und Schlumberger (1868) von einem *Anaptychus margaritatus* Schlbg. bei *Amaltheus margaritatus* Montf. und von einem *Anaptychus laqueus* Schlbg. bei *Psiloceras laqueum* (Qu.)

#### e) Näheres über den Umfang und die Verbreitung der einzelnen Aptychentypen.

Nunmehr wollen wir noch eine gedrängte Übersicht über die ungefähre stratigraphische Verbreitung der Typen mit Hinweisen auf einzelne für ihr Vorkommen und ihre Deutung belangreiche Beobachtungen bieten.

Mögen künftige Untersuchungen vielleicht auch einen Teil jener ein- (*Palanaptychus*) oder zweischaligen (*Palaptychus*) paläozoischen Fossilien, die man als die Opercula von Goniatiten gedeutet hat, gemäß den Ansichten von Clarke (1882—1884) und Scalia (1922) auf Crustaceen (*Phyllocarida*) zurückführen, so ist es doch andererseits durch die Feststellung solcher Gebilde in der Wohnkammer von Goniatitengehäusen (Kaiser, 1882) und sogar genau in Verschlussstellung (*Palanaptychus* bei dem oberdevonischen *Goniatites* [*Manticoceras*] *intumescens* Beyr., vgl. H. Woodward, 1885, Taf. IX, Fig. 1) gelungen, die Ammonoidennatur wenigstens eines anderen Teiles derselben mit Sicherheit zu erhärten.<sup>1</sup> Weit aus die meisten dieser zarten Deckelgebilde sind bisher aus dem Devon (Eifel, Nassau, Harz, Petchoraland [sogenannte Domanikschiefer an der Uchta], eventuell Staat New-York) bekannt geworden, wie die diesbezüglichen Mitteilungen von Archiac et Verneuil (1842), Keyserling (1846), Roemer (1844, 1850), Pictet (1854), Kefer-

<sup>1</sup> Vgl. bezüglich von „*Palaptychus*“ und „*Palanaptychus*“ noch besonders p. 214 u. 233.

stein (1862—66, p. 1431, 1434 und Taf. CXXX), Kayser (1882), Clarke (1882—84), H. Woodward (1882—85), R. Jones (1883 bis 1884) und Dames (1884) zeigen. Von karbonischen Formen sind unseres Wissens bislang nur der *Aptychus antiquus* Gldf. (vgl. Dechenin de la Bèche, 1832, p. 529, Roemer, 1844, p. 53 u. 94 und Pictet, 1854, p. 557) und *Aptychus* (= *Palaptychus*) *carbonarius* Koen. (vgl. Koenen, 1879, p. 317), beide aus den kulmischen Schiefen von Herborn in Nassau, und ferner *Aptychus* (= *Palaptychus*) *Gallienneanus* Orb. (vgl. Orbigny, 1842, p. 359 und Pictet, 1854, p. 557) aus dem Carbon von Sablé (Sarthe) namhaft gemacht, aber leider noch nicht, respektive noch nicht genügend beschrieben worden.

Interessant ist der durch Mojsisovics für einen *Arcestes* sp. ind. aus den *Bicrenatus*-Schichten (norischen Hallstätter Kalken) des Sommeraukogels bei Hallstatt (vgl. Mojsisovics, 1875, p. 112, Taf. LX, Fig. 12; ferner Neumayr, 1875, p. 879) und für einen *Arcestes* (= *Proarcestes*) *Trompianus* Mojs. aus den Buchensteiner (*Reitzi*-)Schichten der Val Trompia (vgl. Mojsisovics, 1882, p. 155, ? Taf. XXXV, Fig. 2; ferner Zittel, 1885, p. 422, Fußnote) erbrachte Nachweis von etwa halbmondförmigen, relativ breiten und wohl einst hornig gewesenen *Anaptychen*,<sup>1</sup> wodurch die von Waagen (1870, p. 197) wie auch von Meneghini und Bornemann (1876, p. 89; Meneghini, 1867—81, p. 114) ausgesprochene Meinung, daß die *Arcestidae* der Trias deckellos gewesen wären, widerlegt erscheint.<sup>2</sup>

Bezüglich eines von Gumbel (1861, p. 398 u. 411) aus dem Rhät („oberen Muschelkeuper“) der Schwarzloferklamm (zwischen Reit i. Winkel und Kössen) als „*Aptychus* sp. ? *imbricatorum*“ erwähnten zartschaligen und mit sparsam stehenden, geraden Rippen versehenen Restes ist es — dem angegebenen Niveau nach — vielleicht naheliegend, an den Deckel eines jungtriadischen *Ceratitiden* zu denken.<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Außerdem hat Mojsisovics, 1875, bei *Arcesten* der alpinen Trias (*A. pugillaris* Mojs. aus dem roten Gastropodenmarmor des Vd. Sandling bei Aussee, l. c., p. 112 u. 121, Taf. XXXIX, Fig. 2—3) unterhalb der Außenwand der Wohnkammer eigentümliche Eindrücke und damit wohl in Beziehung stehende kleine, zartschalig-calcitische Körperchen beobachtet, die ihm die Spuren irgend eines noch problematischen inneren Organes der Ammoniten zu sein schienen. Über „*Anaptychus*“, vgl. auch p. 214 u. 233.

<sup>2</sup> Überdies haben Waagen speziell noch ein Fehlen von Deckeln bei *Phylloceras*, *Lytoceras* und *Trachyceras* und Meneghini und Bornemann auch bei *Pinacoceras* angenommen, Gattungen, für welche in der Tat bis heute der Besitz von solchen nicht konstatiert oder doch nicht glaubhaft gemacht (dies für *Lytoceras*, vgl. Neumayr, 1875, p. 891 u. 892 und Eder, 1925) worden ist. Vielleicht besaßen aber diese Genera wie auch andere als operkelfrei geltende nur einen knorpeligen oder sonstigen nicht oder kaum erhaltungsfähigen Deckel (vgl. Deslongchamps jun., 1864, p. 186 und Dacqué, 1921, p. 638).

<sup>3</sup> Eine andere hier gleichfalls von Gumbel (l. c., p. 398, 410, 416) aus dem „oberen Muschelkeuper“ (angebl. Rhät) der Nordalpen (Gebiet von Garmisch) angeführte Form, „*Aptychus planorboides* Guemb.“, dürfte ein *Psiloceren*-*Anaptychus* gewesen sein und nicht dem Rhät, sondern bereits dem untersten Lias entstammen.

Abgesehen von den ebenerwähnten, noch unzulänglich bekannten Anaptychen der Arcesten finden wir die typischen zartschalig-hornigen *Anaptychi*<sup>1</sup> bei den *Aegoceratidae* (*Psiloceras*, ? *Aegoceras*,<sup>2</sup> *Arietites*) und *Amaltheidae* des Unter- und Mittellias entwickelt (vgl. Waagen, 1869, p. 247—248; 1870, p. 199—201; Neumayr, 1875, p. 904—907; Zittel, 1885, p. 402; Zittel-Broili, 1921, p. 555). Anaptychen der *Psiloceren* sind insbesondere von Oppel (1856—58, p. 74), Gümbel (1861, p. 398, 410, 416)<sup>3</sup>, Schlumberger (1868, p. 97, Taf. III, Fig. 1—5), Waagen (1870, Taf. 40, Fig. 5), Quenstedt (1883—85, p. 10, 14, 348 m. Fig.) und Steinmann (1907, p. 337, Fig. 584 A), solche der *Arietes* durch Strickland (1845, p. 232—234, Fig. a, b, ? c), Wright (1878—86, p. 483—484, Taf. LXXXVIII, Fig. 2, 3, ? 4) und Quenstedt (1885, p. 591, Taf. 46 Fig. 26; 1883—85, p. 104, 348, Taf. 13, Fig. 19<sup>4</sup>) und endlich solche der *Amaltheen* durch Oppel (1863, p. 140), Schlumberger (1868, p. 98 bis 100, Taf. III, Fig. 6—15), Keferstein (1862—66, p. 1431 u. 1434, Taf. CXXX, Fig. 21—22), Quenstedt (1883—85, p. 317, 349; 1885, p. 551—552, Taf. 43, Fig. 1) und Zittel-Broili (1921, p. 528, Fig. 1125 a) behandelt und dargestellt worden.

Die vom Oberlias bis in den obersten Dogger verbreiteten und durch die zarte hornige, leicht verkohlende Unterschicht charakterisierten *Cornaptychi*<sup>5</sup> entsprechen weitaus überwiegend den *Harpoceratinae* (*Harpoceras*, *Leioceras*, *Hecticoceras*); bei den *Polymorphinae* (*Dumortieria*) und *Hammatoceratinae* (*Sonminia*) hat man sie bisher nur in ganz seltenen Fällen konstatieren können. Die wichtigsten Beiträge zur Kenntnis ihrer oberliasischen, den Harpoceraten (z. B. *Harpoceras Lythense* Y. et B.) eigennenden Formen, die sich namentlich in den Posidonienschiefern Südwestdeutschlands (Ohmden bei Boll, Banz), aber auch in England, Frankreich (Rhônebecken etc.), den Freiburger Alpen und anderwärts finden, haben namentlich Meyer (1829; 1831; 1833, p. 163—164 Taf. 60, Fig. 1<sup>6</sup>), Voltz (1837; 1840, p. 36—38, Taf. II u. V, Formen von Ohmden bei Boll darstellend), Quenstedt (1843; 1846—49; 1852; 1858; 1867; 1885; 1883—85), Ooster (1857—63), Dumortier (1874) und Schwarz (1894, p. 458) geliefert. Der Aptychus (*Cornaptychus*) eines *Leioceras opalinum* Rein. aus dem Dogger  $\alpha$  ist von Voltz (1837, Notiz p. 305, 309)

<sup>1</sup> Bezüglich *Anaptychus* vgl. noch besonders p. 214 u. 233.

<sup>2</sup> Obwohl in der Literatur das Vorkommen von Anaptychen „bei *Aegoceras* im Allgemeinen“ des öfteren erwähnt wird, ist uns keine anaptychenführende spezielle Art dieser Gattung bekannt; wir setzen daher oben zu *Aegoceras* ein „?“.

<sup>3</sup> Über den hier von Gümbel aus dem Gebiet von Garmisch angeführten „*Aptychus*“ des *Ammonites planorboides* Guemb. vgl. p. 235, Fußnote 3.

<sup>4</sup> In der Tafelerklärung nicht wie im Text als *Aptychus falcarius* Qu., sondern als *A. semicostatus* Qu. bezeichnet.

<sup>5</sup> Bezüglich *Cornaptychus* vgl. auch p. 214 u. 228.

<sup>6</sup> Die hier als *Aptychus bullatus* beschriebene Form ist ein echter *Cornaptychus*, der natürlich mit dem Leitammoniten des Doggers, *Sphaeroceras bullatum* (Orb.), ganz und gar nichts zu tun hat.

und Lepsius (1875, p. 57, Taf. II, Fig. 4) mitgeteilt worden. Dem Bathonien der Normandie (Caën und Amayé-sur-Orne, Dép. Calvados) gehören einige von Deslongchamps (1835, Münsteria, p. 65—66, Taf. II, Fig. 3—9) unter den Namen *Münsteria cuneata* Desl., *M. praelonga* Desl. und *M. canalifera* Desl. beschriebenen Formen an (vgl. dazu auch Voltz, 1837, Vortrag, p. 434; Giebel, 1852, p. 773; Pictet, 1854, p. 558). Die von *Hecticoceren* des obersten Doggers (Dogger ζ = Ornatentone von Süddeutschland, *Mosquensis*-Schichten von Rjäsan) stammenden *Cornaptychi* sehen wir insbesondere bei Quenstedt (1843, p. 388; 1846—49, p. 315 bis 316, Taf. 8, Fig. 10 [*Ammonites hecticus* mit dem *Aptychus* in Ventralstellung], Taf. 22, Fig. 28—29 [hier bezeichnet als „Zwischenform zwischen *Aptychus laevis* und *A. lamellosus*“]; 1858, p. 546, Taf. 72, Fig. 30—31; 1867, p. 459, Taf. 39, Fig. 17—18; 1886—87, p. 709—711,<sup>1</sup> Taf. 82, Fig. 51—60 u. 63), Lahusen (1883, p. 76 u. 90, Taf. XI, Fig. 20—21)<sup>2</sup> und Zakrzewski (1886, p. 47—48, Taf. I, Fig. 10—11) behandelt.<sup>3</sup> Den von Buckman (1891, p. 262, Taf. XLV, Fig. 10—12) bei der *Dumortieria subundulata* (Branco) aus der Opalinuszone (Dogger α) von Penn Wood konstatierten und gewiß auch dazugehörigen *Aptychus* werden wir wohl mit bestem Rechte als einen *Cornaptychus* deuten können.<sup>4</sup> Um diesen Typus handelt es sich auch bei der von Nicklès (1900, p. 125—126 samt Taf.) aus dem Bajocien (etwa *Sowerby*-Zone) von Nancy, Lothringen, beschriebenen, zirka 105 mm langen Valve, die einer *Sonninia* aus der Verwandtschaft der *S. nuda* Buckm. angehörte.<sup>5</sup>

Während durch den vielzitierten Fund einer *Oppelia subradiata* (Sow.) mit ihre Wohnkammer verschließendem *Lamellaptychus* aus dem Unteroolith von Dundry (vgl. p. 180) und die so häufigen Vorkommnisse von derartigen Operkeln in den Solenhofener Oppelien der klarste Beweis für die Zugehörigkeit dieses *Aptychentypus*<sup>6</sup> zu dem ebengenannten

<sup>1</sup> Nachdem Quenstedt von der schwärzlichen Innenschichte dieser Formen gesprochen, sagt er l. c., p. 710: „Folglich wiederholt sich hier ganz derselbe Bau, wie wir ihn schon unter den Falciferen des Posidonienschiefers bei *Aptychus elasma*, p. 352 erkannten.“

<sup>2</sup> Lahusen selbst wollte diese seine beiden als schwarze Abdrücke erhaltenen Exemplare etwa auf die „Gattung *Harpoceras*“ beziehen.

<sup>3</sup> Vielleicht stammt auch der von Steinmann (1889, p. 44) aus dem Malm (C) von Nusplingen besprochene und ev. auf die Oppeliden-Art *Ochetoceras Zio* Opp. sp. bezogene *Aptychus* (Universitätsammlung Freiburg i. B.) wegen seiner auf eine ursprünglich plastische, bruchlos faltbare Schalensubstanz (? *Cornaptychus*) deutenden, unregelmäßigen Radialwellung eher von einem *Hecticoceras*.

<sup>4</sup> Beachtenswert ist die kleine Verlagerung des apicalen Zentrums der Zuwachsstreifung von Internende der Valven weg ein wenig externwärts zu, eine Erscheinung, wie man sie auch an gewissen *Scaphites*-Aptychen (*A. cretaceus* Münst., Geinitz, 1872—75, Taf. 35, Fig. 7—8 = *Striapt. cretaceus* [Münst.] var. *excentrica* Trth.) bemerken kann.

<sup>5</sup> Während vordem Haug (Bull. de la Soc. géol. de France, 3. sér., tome XX. [1893], p. 293) vermutet hatte, daß die *Sonninien* einen den *Amaltheen* entprechenden Anaptychus besitzen, ist durch Nicklès' Fundstück der Nachweis erbracht worden, daß sie sich durch ihren *Aptychus* vielmehr den *Harpoceraten* anschließen.

<sup>6</sup> Bezüglich *Lamellaptychus* vgl. auch p. 216 u. 228.

Ammonitengenus erbracht ist, hat die Retowski (1891; 1894, p. 226) geglückte Entdeckung eines *Lamellaptychus Beyrichi* (Opp.) als Deckelverschluß eines *Haploceras elimatum* Opp. aus dem Tithon von Theodosia (Krim) gezeigt, daß wenigstens die jüngeren tithonischen und unterkretazischen Lamellaptychen zum Teil den — ja aus Oppelien hervorgegangenen — *Haploceren* (*Haploceras*, *Lissoceras*) eignen.<sup>1</sup>

Von mitteljurassischen Oppelien stammen die noch verhältnismäßig selten gefundenen Lamellaptychen des Doggers, von denen wir hier nennen möchten: *Aptychus crassilabrum* Waag. aus der *Sowerbyi*-Zone von Gingen, Württemberg (Waagen, 1867, p. 608), der im British Museum aufbewahrte *Aptychus* aus dem Unteroolith von Dundry, England, der die Wohnkammer einer *Oppelia subradiata* Sow. sp. verschließt (vgl. p. 180), ein von Hochstetter (1897, p. 118) erwähnter *Aptychus lamellosus* Park. aus der *Humphriesianus*-Zone von Ober-St.-Veit (Wien XIII.), die von Deslongchamps (1835, Münsteria, p. 66, Taf. II, Fig. 12—14) aus dem Bathonien von Amayé-sur-Orne, Calvados, unter dem Namen *Münsteria lamellosa* dargestellte Form (vgl. dazu auch Voltz, 1837, Vortrag, p. 434 und Pictet, 1854, p. 558, Taf. XLVII, Fig. 16) und endlich die von Quenstedt (1886—87, p. 711, Taf. 82, Fig. 61, 62, 64) aus dem Dogger 5 von Gammelshausen und aus dem *Macrocephalus*-Oolith von Gutmandingen, Schwaben, erörterten Valven.

Am häufigsten sind die Lamellaptychen im Malm. Unter den vielen, sowohl im alpin-mediterranen als im außeralpinen Gebiete gelegenen Fundstellen ist Solenhofen wohl die bekannteste. Von hier hat Oppel (1863) eine größere Anzahl von noch mit ihren Ammoniten verknüpften Formen beschrieben, nachdem sich bereits früher Rüppell, Meyer, Zieten, Voltz u. a. mit dieser Lokalität befaßt hatten.

An *Lamellaptychus* möchten wir auch den kürzlich von Krantz (1926, p. 436—437, 462, Taf. XVII, Fig. 4—5) bei *Haploceras (Pseudolissoceras)*<sup>2</sup> *Zitteli* Burckh., einer Ammonitenspezies des argentinischen Tithons (Cerro Loteno, Neuquen), festgestellten *Aptychus* anschließen, der sich von den übrigen uns bekannten Lamellaptychen insbesondere durch seine absätzig-

<sup>1</sup> Hiedurch hat die schon von Zittel (1868, p. 51 u. 55) geäußerte Vermutung von der Zugehörigkeit des *Aptychus Beyrichi* zu *Haploceras elimatum* ihre Bestätigung gefunden. Wie gleichfalls Zittel (1868, l. c., p. 54; 1869, p. 143) und auch Toulou (1907, p. 81) nachdrücklich betonten, ist *Aptychus Beyrichi* eine typisch „imbricate“ Form, d. h. ein „*Lamellaptychus*“ und nicht ein „*Punctaptychus*“, was fälschlich Glocker (1841) und letzthin O'Connell (1921, p. 6) angenommen haben.

Das von Toulou beobachtete Vorkommen eines lamellosen *Aptychus* in einem *Simoceras variable* Tl. (vgl. Toulou, 1907, p. 53, 81, 82) und das eines dem *Aptychus sparsilamellosus* (Gümb.) Favre ähnlichen *Aptychus insolidus* Tl. n. sp. in der Wohnkammer eines *Aspidoceras acanthicum* Opp. var. *uninodosa* Tl. (l. c., p. 81, Taf. X, Fig. 2) ist gewiß nur ein zufälliges, nicht auf einer natürlichen Zugehörigkeit beruhendes. Denn den *Aspidoceratidae* entsprechen ja, wie wohlbekannt, die *Laevaptychi*.

<sup>2</sup> *Pseudolissoceras* Spath (vgl. Spath, 1925, p. 113) = *Neumayria* Burckhardt p. p., non *Neumayria* Bayle, non *Neumayria* Nikitin.

wellige Oberflächen-(Konvexeite-)Berippung (vgl. K r a n t z, l. c. Fig. 4) unterscheidet; seine von K r a n t z (l. c., p. 437, Taf. XVII, Fig. 5) an einem dürtigen Schalensplitter wahrgenommenen Strukturverhältnisse dürften unseres Erachtens — wenigstens vorläufig — für seine Abtrennung vom Lamellaptychen-Typus kaum ausreichen.

Für die sich den tithonischen innig anschließenden, aber zum Teil durch die „angulicostate“ Abbiegung ihrer Rippen davon abweichenden Lamellaptychen des Neokom („*Didayi-Gruppe*“; vgl. O’C o n n e l l, 1921, p. 6) wird schon seit längerer Zeit — wohl auch mit gutem Recht — angenommen, daß sie hauptsächlich von Haploceren (*Haploceras*, *Liossoceras* etc.) stammen dürften (N e u m a y r, 1875, p. 912; S t e i n m a n n - D ö d e r l e i n 1890, p. 387, Fig. 468 u. p. 430, Fig. 523; S t e i n m a n n, 1907, p. 320 u. 338, Fig. 542; T o u l a, 1906, Atlas, Taf. XIX, Fig. 14 samt Erklärung); doch könnten unseres Erachtens neben den Haploceren immerhin auch noch *Oppelien*, die ja gleichfalls wie die Haploceren aus dem Malm weit in die Unterkreide emporsteigen (vgl. K i l i a n, 1907—13), als Bezugsammoniten für die neokomen Lamellaptychen in Betracht kommen. Hoffentlich bringen uns eines Tages glückliche Funde auch den unmittelbaren Beweis von der Richtigkeit dieser Vermutungen.<sup>1</sup>

Von drei der am häufigsten angeführten, im Wesentlichen unterkretazischen Lamellaptychen findet sich, den Feststellungen K i l i a n’s (1907—13, p. 43—244) in Südostfrankreich zufolge, der *Aptychus Seranonis* C o q u. vom Tithon bis ins Hauterivien, der *A. Didayi* C o q u. im Valanginien (besonders dem oberen) und im unteren Hauterivien und *A. angulicostatus* (P e t.) P i c t. et L o r. im Hauterivien.

Obwohl bisher noch niemals ein *Punctaptychus*<sup>2</sup> in einem Ammonitengehäuse *in situ* gefunden worden ist (vgl. Z i t t e l, 1868, p. 51—53),

<sup>1</sup> Bis heute liegt unseres Wissens noch von nirgendsher ein Ammonitenfund vor, der in überzeugender Weise einen neokomen *Lamellaptychus* als das dazugehörige Deckelorgan darbieten würde. Denn wenn G i l l i é r o n (1873, p. 229, Taf. X, Fig. 1) einen kleinen *Aptychus noricus* W k l. (wohl = *Lamellaptychus Seranonis* P i c t.) in der Wohnkammer eines dafür viel zu großen *Holcostephanus (Astieria) Astieri* (O r b.) aus dem Neokom des Monsalvens angetroffen und als ursprünglichen Besitz darauf bezogen, und wenn E d e r (1925, p. 36) ebendieselbe Aptychenform in einem *Lytoceras cf. quadrisulcatum* O r b. aus der höheren Valendis-Stufe des Heuberggebietes (Unterinntal) beobachtet und deshalb für das Operculum eines *Lytoceras* (der genannten Spezies oder ev. des ihr nahestehenden *L. subfimbriatum* O r b.) erklärt hat, so geht wohl vielmehr ziemlich klar daraus hervor, daß es sich in beiden Fällen nur um ein zufälliges Vorkommen des Aptychus in den genannten Ammonitengehäusen, um eine Einschwemmung darein, gehandelt hat, keineswegs aber um eine genetische Verknüpfung.

Dafür, daß die unterkretazischen Lamellaptychen ebenso wie die des Malm der Gattung *Haploceras*, resp. auch *Oppelia* zugehören, spricht einmal ihre große morphologische Ähnlichkeit und ihre strukturelle Übereinstimmung mit den oberjurassischen Formen und ferner auch die mit jenen Aptychen harmonisierende räumliche und zeitliche Verbreitung dieser Ammonitengattungen (vgl. K i l i a n, 1907—13). Die innigen Beziehungen der *Oppelien* und Haploceren werden u. a. auch durch ihre sehr ähnlichen subserialen Lobenlinien erhärtet.

<sup>2</sup> Bezüglich *Punctaptychus* vgl. auch p. 217 u. 228.

wird man doch wohl nach der so weitgehenden gestaltlichen und strukturellen Übereinstimmung dieses Typus mit *Lamellaptychus* auch auf eine analoge Abstammung schließen dürfen. Deshalb werden wir es für ganz gerechtfertigt erachten, wenn Waagen (1870, p. 197), Meneghini (1867 bis 1881, p. 114),<sup>1</sup> Zittel (1885, p. 402 u. 464), Pervinquierè (1907, p. 21) und Zittel-Broili (1921, p. 563) seine Herkunft von *Haploceras* (respektive *Lissoceras*) für wahrscheinlich erklärt haben. Daneben scheint uns allerdings auch noch *Oppelia* als Bezugsammonit eventuell in Betracht zu kommen.

Eine Zusammenstellung der den Punctaptychen angehörigen Formen, mit welchen sich schon früher namentlich Glocker, Pictet, Schafhäütl und Gümbel und nachher Meneghini und Bornemann beschäftigt haben, verdanken wir Zittel (1868, p. 50). Unter ihnen fällt der außer der üblichen Punctaten-Skulptur auch eine deutliche Radialberippung zeigende *Aptychus radians* Coqu. aus dem Neokom der Basses Alpes und Voirons (vgl. Coquand, 1841, p. 389, Taf. 9, Fig. 11 u. 11 bis; ferner Pictet et Loriol, 1858, p. 51) besonders auf. Die *Punctaptychi* sind ein im ganzen Malm (Oxfordien — Tithon) und im älteren Neokom (Berriasien und unteren Valanginien [*Boissieri*-Zone]) des alpin-mediterranen Bereiches ziemlich verbreiteter Typus. Im eigentlichen Außeralpingebiet ist man ihnen unseres Wissens noch nicht begegnet.

Zu den *Granulaptychi*,<sup>2</sup> deren Typus sich durch relativ dünne, kalkige Valven mit (meist deutlich) konzentrischen Knoten- oder Warzenreihen auf der Konvexfläche und einer wohl ziemlich markanten, zarten Radialstreifung auf der Konkavfläche kennzeichnen läßt,<sup>3</sup> werden die Opercula der Stephanoceratiden-Gattungen *Stephanoceras*, *Perisphinctes* und, wie wir vermuten, auch die von *Holcostephanus* zu rechnen sein.<sup>4</sup>

Ogleich wir aus unserer Literaturkenntnis nicht in der Lage sind, eine spezielle, mit *Aptychus* versehene *Stephanoceras*-Art namhaft zu machen, dürften solche doch einmal beobachtet worden sein, da Waagen (1869, p. 248; 1870, p. 205), Neumayr (1875, p. 915), Meneghini e Bornemann (1876, p. 89), Wright (1878—86, p. 472), Hoernes (1884, p. 324), Zittel (1885, p. 469) und Zittel-Broili (1921, p. 564) auf

<sup>1</sup> Die Vermutung Meneghini's (l. c., p. 114), daß speziell *Haploceras elimatum* Opp. die Bezugsform des „*Aptychus punctatus*“ der alpin-mediterranen Diphyenkalke sei, hat sich aber nicht bewahrheitet, nachdem Retowski den *Aptychus* (= *Lamellaptychus*) *Beyrichi* Opp. als dessen Operculum nachzuweisen vermochte (vgl. p. 238).

<sup>2</sup> Bezüglich der *Granulaptychi* vgl. auch p. 217 u. 228.

<sup>3</sup> Auch einen schmalen Adsymphysalsaum dürften sie — wenigstens an der Konkavseite — zumeist besitzen (vgl. Quenstedt, 1858, Taf. 99, Fig. 17; ferner Weerth, 1884, Taf. VII, Fig. 2).

<sup>4</sup> Mehrere Paläontologen haben auch die *Cosmoceras*-Deckel derselben Gruppe wie die von *Stephanoceras* und *Perisphinctes* zuweisen wollen, während wir sie mit denen von *Parkinsonia* und *Kepplerites* zu einem besonderen, vorläufig provisorischen Typus „*Praestriaptychus*“, der freilich dem *Granulaptychus* nahestehen dürfte, zusammenfassen (vgl. p. 230 u. 241).

das Vorkommen von granulosen Aptychen dabei hinweisen. Überaus typisch sind die *Granulaptychi* bei den *Perisphincten* entwickelt (vgl. Q u e n s t e d t [1846—49, Taf. 22, Fig. 31; 1852, Taf. 30, Fig. 10; 1858, Taf. 71, Fig. 13, Taf. 99, Fig. 17; 1867, Taf. 39, Fig. 10—11; 1885, Taf. 44, Fig. 21, Taf. 46, Fig. 19; 1886—87, Taf. 82, Fig. 65; 1887—88, Taf. 125, Fig. 21, Taf. 126, Fig. 1—2], O p p e l [1863, p. 261, Taf. 74, Fig. 2—3], Z i t t e l [1868, p. 151; 1885, p. 402, 473], W a a g e n [1870, p. 207], N e u m a y r [1875, p. 915, 919], M e n e g h i n i und B o r n e m a n n [1876, p. 89] und Z i t t e l - B r o i l i [1921, p. 567]). Die stratigraphische Verbreitung dieser *Perisphinctes*-Aptychen reicht in Süddeutschland vom obersten Dogger (Ornatentone, Dogger ζ) bis in den obersten Malm (weißer Jura ζ); dem Aufsteigen der *Perisphincten* ins Neokom gemäß wird man sie wohl auch einmal in diesem antreffen.

Was endlich die Gattung *Holcostephanus* betrifft, so scheint uns der von W e e r t h (1884, p. 26, Taf. VII, Fig. 2) in der Wohnkammer eines solchen Ammoniten, des *H. inverselobatus* N e u m. et U h l. aus dem Neokom des Teutoburger Waldes (Tönsberg bei Oerlinghausen), festgestellte und wohl auch dazugehörige *Aptychus* (*A. inverselobati* W e e r t h) die papierdünne Unterschicht eines *Granulaptychus* darzustellen; wenigstens entspricht die aus konzentrischen feinen Anwachsstreifen und Runzeln und den vielen, diese kreuzenden Radialstreifen bestehende Skulptur wohl bestens der, die man an der Konkavseite der *Perisphinctes*-Aptychen sehen kann. Sicherheit darüber wäre allerdings nur von weiteren, vollkommeneren Funden von *Holcostephanen*-Operkeln zu gewinnen.<sup>1</sup>

Die ganz wenigen bisher bei den älteren (jurassischen) *Cosmoceratidae* (*Parkinsonia* [*Cosmoceras* aut.], *Kepplerites*) beobachteten Opercula wollen wir zu einem wegen seiner noch allzu dürftigen Kenntnis vorläufig provisorischen und auch unvollkommen definierbaren Typus — „*Praestriaptychus*“<sup>2</sup> — zusammenfassen. Er schließt sich, wie ja die *Cosmoceratidae* offenbar aus *Stephanoceren* entsprungen sind, wohl einerseits deren „*Granulaptychi*“ an,<sup>3</sup> während man ihn andererseits etwa als den Vorläufer der *Scaphites*-Aptychen der Kreide, unseres „*Striaptychus*“, betrachten mag. Seine Schalen scheinen relativ etwas dicker und auch mit etwas kräftigeren Rippenstreifen ausgestattet zu sein als die der echten *Striaptychi*; an die *Granulaptychen* dürfte die von Nikitin (1884, p. 17,

<sup>1</sup> Als solchen können wir hingegen keinesfalls den von Gilliéron (1873, p. 229, Taf. X, Fig. 1) in einem *Holcostephanus* (*Astieria*) *Astierianus* (Orb.) aus dem Neokom des Monsalvens vorgefundenen *Aptychus noricus* Wkl. (= *Lamellaptychus Seranonis* Pict.) gelten lassen, der ja auch viel zu klein ist, als daß er zu diesem Ammonitenexemplar gehören könnte. Er ist jedenfalls nur ganz zufällig in dasselbe eingeschwemmt worden (vgl. p. 239, Fußnote 1).

<sup>2</sup> Bezüglich *Praestriaptychus* vgl. auch p. 219 u. 230.

<sup>3</sup> In der Annahme, daß die Aptychen der *Cosmoceren* („*Cosmoceras*“) oberflächlich stets analog granuliert seien wie die von *Stephanoceras* oder *Perisphinctes*, wollten sie einige Paläontologen (W a a g e n, 1870, p. 208; N e u m a y r, 1875, p. 916; M e n e g h i n i, 1867—81, p. 114; H o e r n e s, 1884, p. 325) diesen „*Granulosi*“ zurechnen.

Taf. I, Fig. 5—6) erwähnte, aber in den Abbildungen nicht zur Geltung gelangende Granulation einer Form, des *Aptychus* seines *Cosmoceras* (recte = *Keplerites*) cf. *Galilaei* (O r b.), gemahnen.

Die wenigen Deckelstücke, die wir heute als Repräsentanten unseres *Praestriptychus* anführen können, sind:

- a) Der von Steinmann (1889, p. 44, Fußnote 1; Steinmann-Döderlein, 1890, p. 386—387, Fig. 465) dargestellte schöne *Aptychus*, der sich, nur ein wenig aus der Ventrallage herausgerückt, in der Wohnkammer einer *Parkinsonia garantiana* (O r b.) des Unterooliths (*Bifurcatus*-Schichten) gefunden hatte. Seine zirka 18 mm langen und 15 mm breiten Valven wiesen auf der Konvexfläche gleichmäßig entwickelte Rippenstreifen und anscheinend auch einen ganz schmalen Adsymphysalsaum auf. Granulationen läßt Steinmann's Figur nicht erkennen.<sup>1</sup>
- b) Ein von Wright (1878—86, p. 483, Taf. LXXXVIII, Fig. 1) aus dem Inferior Oolite von Leckhampton Hill abgebildeter 12 cm langer *Aptychus*, dessen Herkommen von *Parkinsonia Parkinsoni* er für wahrscheinlichst hält. Es ist ein Steinkern mit feinen konzentrischen Zuwachsstreifen, einem deutlichen Adsymphysalsaum und einem sich natürlich im Abdruck als Furche darstellenden Adsymphysalkiel.
- c) Schließlich hat Nikitin (1884, p. 17, Taf. I, Fig. 5 a, 6; 1885, p. 113, Taf. I, Fig. 5 a, 6) in der Wohnkammer eines *Keplerites* cf. *Galilaei* (O r b.)<sup>2</sup> aus dem Callovien (*Cadoceras Elatmae*-Zone) von Wyssokowa a. d. Unsha, Gouvernement Kostroma, einen *Aptychus* mit wenig zahlreichen und relativ kräftigen konzentrischen Rippen nachgewiesen, dessen Konvexseite nach einer Textbemerkung des Autors, wie schon gesagt, mit feinen (auf der Abbildung allerdings nicht sichtbaren) Körnchen verziert gewesen sein soll.

Eine oft erörterte Gruppe bilden die *Laevaptychi*,<sup>3</sup> deren hauptsächlichste Zugehörigkeit zur Gattung *Aspidoceras* durch genug Funde (Schwaben, Solenhofen etc.) außer jeden Zweifel gesetzt ist.<sup>4</sup> Daß sie aber speziell auch bei der sozusagen nur ein Subgenus von *Aspidoceras* darstellenden *Waagenia* Neumayr (non Bayle!) vorkommen, zeigt der Oppel (1863, p. 255) geglückte Nachweis eines derartigen Operculums in

<sup>1</sup> Das interessante Exemplar gehörte seinerzeit Inspektor Wundt in Schorndorf und ist dann, wie mir Herr Geheimrat Steinmann schrieb, in das Eigentum des Buchhändlers Koch in Stuttgart, des früheren Besitzers des „Neuen Jahrbuches für Mineralogie“ übergegangen. Vermutlich befindet es sich heute im Stuttgarter Museum.

<sup>2</sup> Über die Zugehörigkeit dieses von Nikitin als „*Cosmoceras*“ angesprochenen Ammoniten zu *Keplerites*, vgl. Neumayr und Uhlig, Über die von H. Abich im Kaukasus gesammelten Jurafossilien. Denkschr. d. kais. Akad. d. Wiss. in Wien, math.-nat. Cl., Bd. LIX (1892), p. 55—56.

<sup>3</sup> Bezüglich *Laevaptychus* vgl. auch p. 217 u. 228.

<sup>4</sup> Die von Wright (1878—76, p. 183 u. 221) gebotene Skizze eines „*Ammonites*“ samt dazugehörigem „*Aptychus carinatus*“ dürfte sich vielleicht auf ein *Aspidoceras* mit dem entsprechenden *Laevaptychus* beziehen.

einem *Ammonites hybonotus* Opp. Auch *Simoceras* wird der Besitz — oder doch wahrscheinliche Besitz — von laeven Aptychen zugeschrieben (vgl. Meneghini Bornemann, 1876, p. 89; Meneghini, 1867 bis 81, p. 114; Hoernes, 1884, p. 315; Zittel, 1885, p. 402, 478; Hoffat, 1893, p. 73), ohne daß wir aber der Literatur einen dies exakt erhärtenden Sonderfall entnehmen könnten.<sup>1</sup>

Die *Laevaptychi* sind im ganzen Malm (Oxfordien — Tithon) sowohl des außeralpinen als des alpin-mediterranen Gebietes sehr verbreitet.

Der vielleicht am besten auf einen Desmoceratiden (? *Desmoceras*) beziehbare Typus „*Pteraptychus*“<sup>2</sup> erscheint vorläufig bloß durch eine einzige Form, den *Aptychus Numida* Coq u. aus dem Aptien von Sidi Marbrouch bei Constantine, Algerien, repräsentiert (vgl. p. 232).

Den „*Striaptychi*“<sup>3</sup> wollen wir folgende Formen beizählen, deren Zugehörigkeit zu *Scaphites* ja teils durch beweisende Wohnkammerfunde erhärtet (vgl. p. 229, Fußnote<sup>1</sup>), teils doch höchst wahrscheinlich ist:

*Striaptychus Cheyennensis* (Meek) Trth. (Meek and Hayden, 1864, p. 118—121, Textfig. 1 u. 2; Meek, 1876, Taf. 35, Fig. 3 d, 3 i),

*Str. complanatus* (Fr. et Schlb.) (Fritsch und Schlönbach, 1872, Taf. 14, Fig. 9 a, b),

*Str. cretaceus* (Münst.) f. typ. (Geinitz, 1842, Taf. XVII, Fig. 25 a; derselbe 1849—50, Taf. VI, Fig. 8; derselbe 1872—75, Taf. 35, Fig. 6; Fritsch und Schlönbach, 1872, Taf. 13, Fig. 3, 4 [Konkavseite] u. Fig. 8, Taf. 14, Fig. 10 a, b [Konkavseite]),

*Str. cretaceus* (Münst.) var. *convexa* Roem. (Roemer, 1841, Taf. XVI, Fig. 7),

*Str. cretaceus* (Münst.) var. *n. excentrica* Trth. (Geinitz, 1842, Taf. XVII, Fig. 25 b; derselbe Taf. 35, Fig. 7—8),

*Str. leopolitanus* Trth. n. n. (Alth, 1849, Taf. X, Fig. 30),

*Str. obtusus* (Héb.) (Hébert, 1854, Taf. XXVIII, Fig. 7),

*Str. planus* (Fr.) (Fritsch, 1910, Taf. 10, Fig. 6),

*Str. radiatus* (Fr.) (Frič, 1889, p. 72 mit Textfig. 47),

*Str. radiosus* Trth. n. n. (Reuss, 1845, Taf. VII, Fig. 13),

<sup>1</sup> Wenn Toulou (1907, p. 53, 81, 82) dem *Simoceras variable* Tl. den Besitz eines einmal darin gefundenen „lamellosen“ Aptychus zuschreibt, so muß uns dies nach dem Obgesagten recht unwahrscheinlich dünken und den Gedanken an ein zufälliges, auf Einschwemmung beruhendes Vorkommen des Aptychus dabei nahe legen. Ebensowenig vermögen wir Pictet et Fromentel (1875, p. 28) zuzustimmen, wenn sie gewissen *Perisphincten* laeve Aptychen nach gelegentlichen Wohnkammerfunden zusprechen wollten. Denn da ja nach allen sonstigen, gesicherten Erfahrungen den *Perisphincten* Granulaptychen eignen, wird es sich bei dem ebenerwähnten, der Regel widersprechenden Falle bloß um ein Auftreten der Aptychen auf sekundärer Lagerstätte gehandelt haben. Auch Oppel's Aptychus von *Haploceras aporum* Opp. (1863, p. 259, Taf. 73, Fig. 3, non Fig. 1—2) könnte vielleicht nur ein zufällig dabei angetroffener *Laevaptychus* (? ad *Aspidoceras*) sein.

<sup>2</sup> Bezüglich *Pteraptychus* vgl. auch p. 219 u. 232.

<sup>3</sup> Bezüglich *Striaptychus* vgl. auch p. 219 u. 228.

- Str. Ravnii* Trth. n. n. (Ravn, 1902, Taf. III, Fig. 13),  
*Str. Roemeri* Trth. n. n. (Schlüter, 1876, Taf. XLII [7], Fig. 4—5),  
*Str. Schlüteri* Trth. n. n. (Schlüter, 1871—72, Taf. XXIII, Fig. 10—11),  
*Str. Sharpei* Trth. n. n. (Sharpe, 1857, Taf. XXIV, Fig. 6),  
*Str. simplex* (Fr.) (Fritsch, 1910, Taf. 5, Fig. 7),  
*Str. spinigeri* Trth. n. n. (Schlüter, 1871—72, Taf. XXV, Fig. 5—7),  
*Str. Strehlensis* Trth. n. n. (Geinitz, 1872—75, Taf. 35, Fig. 5),  
*Str. verrucosus* (Fr.) (Fritsch, 1910, Taf. 10, Fig. 7),  
*Str. Vinarensis* Trth. n. n. (Fritsch, 1910, Taf. 5, Fig. 9 u. 9').

Das Verbreitungsgebiet der *Striptychi* umfaßt nach dem gegenwärtigen Kenntnisstand das Turon und Senon von England, Nordfrankreich, Norddeutschland, Dänemark (inklusive Bornholm), Sachsen, Böhmen, des außerkarpathischen Galiziens und ferner das Senon des bayrischen Flyschrandes (Gebiet von Tölz, vgl. Imkeller, 1901) und von Dakota in Nordamerika.

Die wenigen Formen, die wir zu unserem provisorischen und mit entsprechendem Vorbehalt auf *Pachydiscus* (respektive *Parapachydiscus*) bezogenen neuen Typus „*Pseudostriptychus*“<sup>1</sup> zählen (vgl. p. 230—231), stammen aus dem Senon und zwar hauptsächlich dem Obersenon von England und Norddeutschland (Westfalen, Schleswig).

Zu dem durch völlig glatte Beschaffenheit der Valven-Konvexfläche gekennzeichneten, freilich, wie schon bemerkt (vgl. p. 231), vorläufig noch provisorischen Typus „*Lissaptychus*“<sup>2</sup> rechnen wir den *Aptychus cretaceus* Gein. p. p. (Geinitz, 1839—42, p. 69 u. XXIII, Taf. VII, Fig. 26<sup>3</sup> = *Lissaptychus cretaceus* Trth. n. n.) aus dem Cenoman, den *A. conchaeiformis* Fr. (Fritsch, 1910, p. 14, Taf. 5, Fig. 8) aus dem Unterturon und eine neue Form — *Lissaptychus Teplitzensis* Trth. n. f. (1 Exemplar im Naturhist. Museum in Wien) — aus dem Turon (wohl Teplitzer Schichten) von Böhmen und endlich den *A. leptophyllus* Shrp. (Sharpe, 1857, p. 55, Taf. XXIV, Fig. 1 a, b; Stolley, 1892, p. 230, Taf. 7, Fig. 2, 3, 4 a, 4 b; Blackmore, 1896, p. 533, Taf. 16, Fig. 2—5; Rogala, 1916, p. 273 u. 284; ? Lundgren, 1874, p. 70—74, Taf. III, Fig. 15—16; ? Ravn, 1902, p. 259, *Aptychus* II. p. p.) aus dem Senon von England, Schleswig, Podolien und wohl auch von Dänemark und Südschweden. Für die letztgenannte „Art“ hat Sharpe die Zugehörigkeit zu *Parapuzosia leptophylla* Shrp. sp. glaubhaft zu machen versucht.

Der einzige Vertreter unseres neuen Typus „*Spinaptychus*“<sup>4</sup>, der *Aptychus spinosus* Cox, der nach Cox (1926) möglicherweise auf *Mortonicerias* beziehbar sein könnte, scheint im Untersenon (respektive

<sup>1</sup> Bezüglich *Pseudostriptychus* vgl. auch p. 220 u. 230 ff.

<sup>2</sup> Bezüglich *Lissaptychus* vgl. auch p. 220 u. 231.

<sup>3</sup> non *Aptychus cretaceus* Gein. bei Geinitz, 1839—42, p. 69 und XXIII, Taf. XVII, Fig. 25 a = *Striptychus cretaceus* Münst.; non l. c., Fig. 25 b = *Str. cretaceus* Münst. var. n. *excentrica* Trth.

<sup>4</sup> Bezüglich *Spinaptychus* vgl. auch p. 220 und 232.

oberen Coniacien) von England nicht allzuseiten vorzukommen (vgl. p. 232).

Bei dem den *Baculiten* entsprechenden Typus „*Rugaptychus*“<sup>1</sup> lassen sich — nach dem heutigen Stand der Erkenntnis — etwa folgende im Obersenon (Mucronaten-Schichten) von Südschweden, Norddeutschland, Nordfrankreich, Belgien, Südengland und eventuell Dänemark beobachtete Formen unterscheiden:

*Rugaptychus rugosus* (Shrp.) (Sharpe, 1857, p. 57, Taf. XXIV, Fig. 8 a, 8 b, 9; Binkhorst, 1861, p. 33; Lundgren, 1874, p. 70 ff., Taf. III, Fig. 14;<sup>2</sup> Moberg, 1885, p. 41, Taf. I, Fig. 14—18, Taf. VI, Fig. 26; Blackmore, 1896, p. 532—533, Taf. 16, Fig. 16; Grossouvre, 1908, p. 39, Taf. X, Fig. 7—13),

*Rugaptychus rugosus* (Shrp.) var. *insignis* Hébert. (Hébert, 1855, p. 367, Taf. XXVIII, Fig. 6),

*Rugaptychus Knorrianus* (Schlüt.) Trth. n. n. (Schlüter, 1870, p. 949; Schlüter, 1876, p. 147 [27], Taf. XXXIX [4], Fig. 16),

*Rugaptychus flexus* (Moberg.) (Schlüter, 1870, p. 949; Schlüter, 1876, l. c., p. 144 [24], Taf. XL [5], Fig. 8; Moberg, 1885, p. 43 u. 64, Taf. I, Fig. 19, Taf. VI, Fig. 25),

*Rugaptychus* f. 1 (Bayfield, 1851, p. 236; Sharpe, 1857, p. 58, Taf. XXIV, Fig. 10 a, 10 b),<sup>3</sup>

*Rugaptychus* f. 2 (*Aptychus* II. p. p. bei Ravn, 1902, p. 259),

Dazu kommt endlich noch ein für eine Formbenennung gleichfalls zu dürftig erhaltener *Aptychus* aus den Priesener Schichten (Coniacien) von Böhmen:

*Rugaptychus* f. 3 (Frič, 1893, p. 80, Fig. 63, C, D, E).

Von welcher Ammonitengattung, respektive -art der von Hébert (1855, p. 368, Taf. XXVIII, Fig. 8 a; ?? Fig. 8 b; 1859, p. 143) aus dem Obersenon (Mucronatenkreide) von Meudon bei Paris beschriebene und von uns als Repräsentant eines besonderen Typus — „*Crassaptychus*“<sup>4</sup> — angesehene *Aptychus crassus* Hébert. stammt, ist derzeit noch gänzlich unbekannt (vgl. p. 232).

Am Schlusse unserer Darlegungen über die Aptychen der Oberkreide wollen wir ganz flüchtig noch des von Orbigny (1842, p. 359) aus der „weißen Kreide“ von Beauvais bei Paris erwähnten *Aptychus Gravesianus* Orb. gedenken, der sich wegen des Fehlens jeglicher näheren Beschreibung keinem bestimmten Typus zuweisen läßt, und ferner einiger angeblicher „Aptychen“, die indessen offenbar Muschelschalen darstellen. Es sind dies ein *Aptychus* sp. bei Geinitz (1849—50, p. 110, Taf.

<sup>1</sup> Bezüglich *Rugaptychus* vgl. auch p. 220 u. 228.

<sup>2</sup> non Lundgren, l. c., Fig. 15—16 = *Lissaptychus leptophyllus* (Shrp.).

<sup>3</sup> Die von Sharpe für diesen *Aptychus* angenommene Zugehörigkeit zu *Pachydiscus paramplus* Mant. erscheint uns ganz unwahrscheinlich, nachdem es sich dabei der Skulptur nach offenbar um einen *Rugaptychus* handelt.

<sup>4</sup> Bezüglich *Crassaptychus*, vgl. auch p. 221 u. 232.

VI, Fig. 7), den wir, sei es für eine *Gervillia*, *Avicula* oder eventuell auch *Modiola* halten möchten; der *Aptychus complanatus* Gein. p. p. (Geinitz, 1842, p. 69 u. XXIII, Taf. XVII, Fig. 27, 28, 29;<sup>1</sup> Reuss, 1845—46, p. 25 u. 54, Taf. VII, Fig. 14; Geinitz, 1849—50, p. 110, Taf. VI, Fig. 6; Giebel, 1852, p. 772; Pictet, 1854, p. 558),<sup>2</sup> der ganz den Charakter einer *Perna* an sich trägt, und der *Aptychus ? modiolaeformis* Gein. (Geinitz, 1872—75, p. 199, Taf. 37, Fig. 30), in dem man wohl mit Bestimmtheit eine *Modiola* erblicken kann.

Die als *Sidetes* Gieb. bekannten und von manchen Autoren (vgl. Giebel, 1847, p. 821; 1849, p. 99 m. Textfig.; 1852, p. 773; Bronn, 1851—52, Lethaea, Kreidegebirge, p. 337, Taf. XXXIII<sup>1</sup>, Fig. 7; Ooster, 1857, II., p. 31, Taf. 7, Fig. 13; Meneghini e Bornemann, 1876, p. 90; Till, 1906, p. 92, 95) — wenigstens zum Teil — für aptychen-, bzgl. anaptychenartige Gebilde erklärten merkwürdigen Fossilien, die man sowohl im Neokom (Freiburger Alpen) als im Coniacien (Quedlinburger Salzberg, vgl. Giebel, 1847, l. c.) angetroffen hat, scheinen uns nach ihrer allgemeinen Gestalt eher Cephalopodenkiefern und zwar speziell Oberkiefern zu entsprechen, eine Ansicht, der wir gleichfalls im Schrifttum schon Ausdruck geliehen sehen (vgl. dazu besonders Ooster, 1857, II., p. 31, Taf. 7, Fig. 11—12; 1863, VI., p. 6—8, Taf. B, Fig. 6—9; Zittel, 1885, p. 387; Fischer, 1887, p. 377, 418; Till, 1906, p. 92, 95, 129, Taf. V, Fig. 37).

#### f) Die phylogenetischen Beziehungen der Aptychentypen. (Tabelle.)

Wir glauben unsere Abhandlung nicht besser als mit einer stammbaumartig entworfenen Übersicht (siehe Tabelle am Ende der Arbeit) beschließen zu können, welche — dem heutigen Stande des Wissens gemäß — die phylogenetischen Beziehungen der verschiedenen Aptychentypen untereinander und ihre Zugehörigkeit zu den einzelnen Ammonitenfamilien zur Veranschaulichung bringt.

### E) Schrifttum.<sup>3</sup>

1920. Abel, O., Lehrbuch der Paläozoologie (Jena).

1922. Abel, O., Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit, p. 471—472 (Jena).

1849. Alth. A., Geognostisch-paläontologische Beschreibung der nächsten Umgebung von Lemberg. Haidingers Naturw. Abhandl., III. Bd., II. Abt., p. 42 (Wien).

1842 Archiac, Viscount d', and E. de Verneuil, On the Fossils of the Older De-

<sup>1</sup> non l. c. Fig. 26 = *Lissaptychus eretaceus* Trth.

<sup>2</sup> non *Aptychus complanatus* Fritsch u. Schlönbach, 1872, p. 51, und Frič, 1889, p. 73 = *Striaptychus complanatus* (Fr. et Schlb.).

<sup>3</sup> Wir hoffen, daß die obige Literaturliste außer als Beleg für die vorliegende Abhandlung auch als ziemlich vollständige literarische Basis für die Darstellung der jüngerjurassischen und kretazischen Aptychen wird dienen können. Hingegen haben wir hier hinsichtlich der älterjurassischen (bes. liasischen) und paläozoischen Formen nicht die gleiche Vollständigkeit erreicht und angestrebt, so daß, wer sich mit diesen eingehend befassen will, vorerst einen diesbezüglichen Ausbau der obigen Liste wird vornehmen müssen. Das Zitieren der einzelnen Arbeiten erfolgt im Texte unserer Abhandlung durch Angabe des Autors und Publikationsjahres und nur, wenn dies nicht ausreicht, noch durch ein gesperrt gedrucktes Titelschlagwort.

- posits of the Rhenish Provinces etc. Trans. of the Geol. Soc. of London, 2, ser., vol. 6., part I., p. 343, Taf. 26, Fig. 9 (London).
1757. **Baier**, J. J., Monumenta rerum petrificatarum praecipua oryctographiae noricae supplementi loco iungenda interprete filio F. J. Baiero, p. 19, Taf. XIV (Norrnbergae).
1851. **Bayfield**, T. G., On the Occurrence of Trigonellites in the Upper Chalk of Norwich. Ann. and Mag. of Nat. Hist., 2. Ser., Vol. VIII, p. 236 (London).
1832. **Bèche**, H. T. de La, Handbuch der Geognosie. Nach d. 2. Auflg. d. engl. Originals bearbeitet von H. v. Dechen, p. 529 (Berlin).
1866. **Benecke**, E. W., Über Trias und Jura in den Südalpen. Benecke's geogn.-paläont. Beitr., I. Bd., 1. Heft, p. 1 (München).
1763. **Bertrand**, E., Dictionnaire universel des fossiles propres et des fossiles accidentels etc., p. 138 (La Haye).
1879. **Beyrich**, E., Über Hildebrandt's geologische Sammlungen von Mombassa. Monatsber. d. kgl. preuß. Ak. d. Wiss. zu Berlin. Jahrg. 1878, p. 770 und 772.
1861. **Binkhorst**, J.-T. van, Monographie des Gastéropodes et des Céphalopodes de la Craie supérieure du Limbourg. Classe des Céphalopodes, p. 33 (Bruxelles-Maestricht).
1896. **Blackmore**, H. P., Some notes on the Aptychi from the Upper Chalk. Geol. Mag. New Ser., Dec. IV, Vol. III, p. 527 (London).
1911. **Blaschke**, F., Zur Tithonfauna von Stramberg in Mähren. Ann. d. k. k. Naturh. Hofmus., Bd. XXV, p. 143 (Wien).
1876. **Bornemann**, J. G., siehe bei J. Meneghini.
1824. **Boué**, A. Mémoire géologique sur les terrains anciens et secondaires du sudouest de l'Allemagne au nord du Danube. Annales des sc. nat. tome II, p. 199 (Paris).
1822. **Bourdet de la Nièvre**, Notice sur des fossiles inconnus qui semblent appartenir à des plaques maxillaires de poissons... et que j'ai nommé Ichthyosagones (Genève et Paris).
1848. **Braun**, Al., in C. Th. v. Siebold, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie etc. (vgl. bei Siebold).
1824. **Bronn**, H. G., System der urweltlichen Conchylien (Heidelberg).
1848. **Bronn**, H. G., Index palaeontologicus oder Übersicht der bis jetzt bekannten fossilen Organismen. 1. Abth. A. Nomenclator palaeontologicus., p. 88 (Aptychus), 1279 (Trigonellites). (Aus H. G. Bronn, Handbuch einer Geschichte der Natur, III. Bd., 1. Abth., 1. u. 2. Hälfte, Stuttgart.)
1849. **Bronn**, H. G., Handbuch einer Geschichte der Natur. III. Bd., 2. Abth., p. 540—541 (Aptychus). (Stuttgart.)
- 1850—51. **Bronn**, H. G., Lethaea geognostica. 3. stark verm. Aufl., II. Bd., Meso-Lethaea. IV. Teil: dritte Periode. Oolithengebirge, p. 374 und Atlas, Taf. XV (Stuttgart).
- 1851—52. **Bronn**, H. G., Lethaea geognostica etc. V. Teil: vierte Periode. Kreidegebirge, p. 337 und Atlas, Taf. XXXIII<sup>1</sup> (Stuttgart).
1882. **Bruder**, G., Neue Beiträge zur Kenntnis der Juraablagerungen im nördlichen Böhmen. Sitzungsber. d. kais. Ak. d. Wiss. in Wien. I Abth., LXXXV. Bd. (1882), p. 450.
1885. **Bruder**, G., Die Fauna der Jura-Ablagerung von Hohnstein in Sachsen. Denkschr. d. kais. Ak. d. Wiss. in Wien, math.-nat. Cl., L. Bd., p. 233.
1887. **Bruder**, G., Palaeontologische Beiträge zur Kenntnis der nordböhmischnen Juragebilde. Lotos. N. F., Bd. VIII (Prag).
1849. **Buch**, L. v., Sur un Scaphite avec Aptychus. Bull. de la Soc. géol. de France. II. sér., tome VI. (1848—49), p. 566 m. Fig. (Paris).
1849. **Buch**, L. v., Von Aptychus. Ber. über d. z. Bekanntm. geeign. Verhandl. d. kgl. preuß. Ak. d. Wiss. zu Berlin, Jahrg. 1849., p. 365.

1891. Buckman, S. S., A Monograph of the Ammonites of the „Inferior Oolite Series“. Palaentogr. Soc. Vol. I, p. 262 (London).
1849. Burmeister, H., in L. v. Buch, *Aptychus*, l. c., p. 368—370.
1904. Campana, D. del, Faunula del Giura superiore di Collalto di Solagna (Bassano). Boll. d. Soc. geol. Ital. Vol. XXIII (1904), p. 239 (Roma).
1905. Campana, D. del, Fossili del Giura superiore dei Sette Comuni in Provincia di Vicenza (Firenze).
1895. Castillo, A. del, y J. G. Aguilera, Fauna fósil de la Sierra de Catorce San Luis Potosi. Bol. de la Comision geol. de Mexico. Num. 1 (Mexico).
1892. Chaper, M., Fossilisation du test des mollusques après séjour dans le tube digestif. Bull. de la Soc. géol. de France. III. Sér., tome XX (1892), p. 114 (Paris).
1878. Choffat, P., Esquisse du Callovien et de l'Oxfordien dans le Jura occidental et le Jura méridional. (Genève-Bâle-Lyon).
1893. Choffat, P., Description de la Faune jurassique du Portugal. Classe des Céphalopodes. I. Série: Ammonites du Lusitanien de la Contrée de Torres-Vedras. Direction d. travaux géol. du Portugal (Lisbonne).
1882. Clarke, J. M., New Phyllopod Crustaceans from the Devonian of Western New York. Americ. Journ. of Science. 3. Ser., Vol. 23, p. 476 (New Haven).
1883. Clarke, J. M., New Discoveries in Devonian Crustacea. Americ. Journ. of Science., 3. Ser., Vol. 25, p. 120 (New Haven).
1884. Clarke, J. M., Über deutsche oberdevonische Crustaceen. N. Jahrb. f. Min. etc. 1884, I., p. 178, Taf. IV (Stuttgart).
1859. Contejean, Ch., Étude de l'Étage Kimmérien dans les environs de Montbéliard et dans le Jura, la France et l'Angleterre. Extrait des Mém. de la Soc. d'Émulation du Doubs. (Paris).
1841. Coquand, H., Mémoire sur les *Aptychus*. Bull. de la Soc. géol. de France, tome XII (1840—41), p. 376 (Paris).
1854. Coquand, H., Description géologique de la Province de Constantine. Mém. de la Soc. géol. de France. II. sér., tome V, p. 140 (Paris).
1926. Cox, L. R., *Aptychus spinosus*, sp. n., from the Upper Chalk. Ann. and Mag. of Nat. Hist., Ser. 9, vol. XVII, p. 573 (London).
1852. Čížek, J., *Aptychenschiefer* in Niederösterreich. Jahrb. d. k. k. geol. Reichsanst. III. Jahrgang., 3. Vierteljahr, p. 1 (Wien).
1905. Daqué, E., Beiträge zur Geologie des Somalilandes. II. Teil. Oberer Jfira. Beitr. z. Pal. u. Geol. Öst.-Ung. u. d. Or., Bd. XVII, p. 119 (Wien und Leipzig).
1921. Daqué, E., Vergleichende biologische Formenkunde der fossilen niederen Tiere, p. 228 (Berlin).
1884. Dames, W., Über die „Phyllopoden“-Natur von *Spathiocaris*, *Aptychopsis* und ähnlichen Körpern. N. Jahrb. f. Min., Jahrg. 1884, I. Bd., p. 275 (Stuttgart).
1851. Darwin, Ch., A Monograph on the fossil *Lepadidae* or pedunculated *Cirripedes* of Great Britain. Palaeontogr. Soc., p. 3—5 (London).
1767. Davila, Catalogue systematique et raisonné des curiosités de la nature et de l'art. tom. III. p. 225, Taf. 5, Fig. L (Paris).
1832. Dechen, H. v., siehe bei H. T. de La Bèche.
1912. Deecke, W., Paläontologische Betrachtungen. I. Über Cephalopoden. N. Jahrb. f. Min. etc., XXXV. Beilagebd., p. 255—256 (Stuttgart).
1828. DeFrance, J. L. M., *Trigonellites*, in: Dictionnaire des Sciences naturelles., tome LV., p. 291—292 u. Atlas, Taf. 68, Fig. 2 (Strasbourg et Paris).
1800. Deluc, G. A., Description du Mont Voiron, près Genève, et de deux fossiles qu'on y trouve. Journal de Phys., de Chim., d'Hist. nat. et des Arts. An. VIII de la Républ., tome L, p. 421 m. 1 Tafel (Paris).
1838. Deshayes, P., siehe bei E. Ph. de Verneuil.
1835. Deslongchamps, E. Eudes-, Mémoire sur les coquilles fossiles du genre *Münsteria*. Mém. de la Soc. Linn. de Normandie. V. Vol., p. 59 (Paris).

1835. Deslongchamps, E., Eudes-, Mémoire sur les Teudopsides, animaux fossiles, voisins des Calmars. Mém. de la Soc. Linn. de Normandie, V. Vol., p. 68 (Paris).
1864. Deslongchamps, E. Eudes-, jun., Notes paléontologiques. II. Sur la nature des Aptychus. Bull. de la Soc. Linn. de Normandie. VIII. Vol. (Année 1862—63). p. 178 (Caen).
1912. Diener, C., Lebeweise und Verbreitung der Ammoniten, N. Jahrb. f. Min. etc., Jahrg. 1912, II. Bd., p. 67 (Stuttgart).
1925. Diener, C., Fossilium Catalogus. I. Animalia Pars 29. Ammonoidea neocretacea, p. 40—41 (Berlin).
1863. Dollfus, A., La Faune Kimmérienne du Cap de la Hève. (Paris).
1880. Douvillé, H., Notes sur l'Ammonites pseudo-anceps et sur la forme de son ouverture. Bull. de la Soc. géol. de France. III. Sér., tome VIII., p. 239 (Paris).
1867. Dumortier, E., Études paléontologiques sur les dépôts jurassiques du bassin du Rhône. II. partie: Lias inférieur, p. 179—182 (Paris).
1874. Dumortier, E., Études etc.. IV. partie: Lias supérieur (Paris).
1871. Dumortier, E., et G. Cotteau, Sur quelques gisements de l'Oxfordien inférieur de l'Ardèche (Paris—Lyon).
1925. Eder, W., Das Heuberg-Gebiet und sein Vorland. Neues Jahrb. f. Min. etc., LII. Beilageband. Abt. B., p. 36 (Stuttgart).
1853. Emrnich, A., Geognostische Beobachtungen aus den östlichen bayerischen und den angrenzenden österreichischen Alpen II., Jahrb. d. k. k. geol. Reichsanst., IV. Jahrg., p. 326 (Wien).
1908. Engel, Th., Geognostischer Wegweiser durch Württemberg. 3. verm. Aufl. (Stuttgart).
1835. Eudes-Deslongchamps, M., vgl. bei Deslongchamps.
1849. Ewald, J., Scaphites mit Aptychus. Z. d. D. geol. Ges., I. Bd. (1849), p. 248 (Berlin).
1873. Favre, E., Sur quelques travaux relatives à une nouvelle classification des Ammonites. Arch. d. sc. phys. et nat. Nouv. Per., tom. 46 (Genève).
1875. Favre, E., Description des fossiles du terrain jurassique de la Montagne des Voirons (Savoie). Mém. de la Soc. paléont. Suisse. Vol. II. (Genève).
1876. Favre, E., Description des fossiles du terrain Oxfordien des Alpes Fribourgeoises. Mém. de la Soc. paléont. Suisse. Vol. III. (Genève).
1877. Favre, E., La zone a Ammonites acanthicus dans les Alpes de la Suisse et de la Savoie. Mém. de la Soc. paléont. Suisse. Vol. IV. (Genève).
1880. Favre, E., Description des fossiles des couches tithoniques des Alpes Fribourgeoises. Mém. de la Soc. paléont. Suisse. Vol. VI. (Genève).
1890. Felix, J., Versteinerungen aus der mexikanischen Jura- und Kreideformation. Palaeontogr. Bd. XXXVII., p. 188 (Stuttgart).
1824. Ferrussac, A. E. de, Referat über M. Bourdet de la Nièvre, Ichthyosagones. Bull. des sc. nat. et de Géologie. Tome II., p. 100 (Paris).
1915. Fischer, E., Jura- und Kreideversteinerungen aus Persien. Beitr. z. Pal. u. Geol. Öst.-Ung. u. d. Or. Bd. XXVII., p. 207 (Wien u. Leipzig).
1882. Fischer, P., Manuel de Conchyliologie etc., p. 374 ff. (Paris 1880—87).
1855. Fraas, O., Ein Beitrag zum obersten weißen Jura in Schwaben. Jahreshefte d. Ver. f. vaterl. Naturk. in Württemberg. XI. Jahrg. (Stuttgart) p. 84.
1869. Frič, A., Studium im Gebiete der böhmischen Kreideformation I. Die Perucer und Korycaner Schichten, Archiv f. d. naturw. Landesdurchf. v. Böhmen. Bd. I., p. 217 (Prag).
1889. Frič, A., Studien etc. IV. Die Teplitzer Schichten. Archiv etc. Bd. VII, p. 40, 72, 73 (Prag).
1893. Frič, A., Studien etc. V. Die Priesener Schichten. Archiv etc. Bd. IX, p. 81 (Prag).
1910. Fritsch, A., Miscellanea palaeontologica. II. Mesozoica, p. 14 (Prag).

1872. Fritsch, A., und U. Schlönbach, Cephalopoden der böhmischen Kreideformation, p. 51 (Prag).
1877. Fuchs, Th., Über die Entstehung der Aptychenkalke. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. in Wien, I. Abt., p. 329 (Wien).
1883. Fuchs, Th., Welche Ablagerungen haben wir als Tiefseebildungen zu betrachten? N. Jahrb. f. Min. etc. II. Beilagebd., p. 487 (Stuttgart).
1910. Furlani, M., Die Lemeš-Schichten. Ein Beitrag zur Kenntnis der Juraformation in Mitteldalmatien. Jahrb. d. k. k. geol. Reichsanst. LX. Bd., p. 84 (Wien).
1897. Gallinek, E., Der obere Jura bei Inowrazlaw in Posen. Verhandl. d. russ. kais. miner. Ges., Bd. XXXIII, p. 353 (St. Petersburg).
- 1839—42. Geinitz, H. B., Charakteristik der Schichten und Petrefacten des sächsisch-böhmischen Kreidegebirges, p. 69 (Dresden u. Leipzig).
- 1849—50. Geinitz, H. B., Das Quadersandsteingebirge oder Kreidegebirge in Deutschland, p. 110 (Freiberg).
- 1872—75. Geinitz, H. B., Das Elbthalgebirge in Sachsen. II. Theil. Der mittlere und obere Quader. Palaeontogr., XX. Bd., 2. Theil (Cassel).
- 1868—76. Gemmellaro, G. G., Studi paleontologici sulla fauna del calcare a Terebratula janitor del Nord di Sicilia (Palermo).
1827. Germar, E. F., Über die Versteinerungen von Solenhofen, in: Teutschland geognost.-geolog. dargestellt etc., herausgeg. v. Ch. Keferstein, IV. Bd., II. Heft, p. 105—107 (Weimar).
1847. Giebel, C., Mittheilung an Prof. Bronn gerichtet. N. Jb. f. Min. etc., Jahrg. 1847, p. 821 (Stuttgart).
1849. Giebel, C., Briefliche Mittheilung an Herrn Beyrich. Zeitschr. d. Deutsch. geolog. Ges., I. Bd., p. 99—100 (Berlin).
1852. Giebel, C. G., Fauna der Vorwelt, III. Bd., 1. Abth., Cephalopoden, p. 765 (Leipzig).
1873. Gilliéron, V., Aperçu géologique sur les Alpes de Fribourg en général et description spéciale du Monsalvens. Mat. pour la Carte géol. de la Suisse. XII. livr., p. 232 (Berne).
1841. Glocker, E. F. v., Über den Jurakalk von Kurowitz in Mähren und über den darin vorkommenden Aptychus imbricatus. Nov. act. Acad. Leop.-Car. XIX. Suppl. II. (Breslau).
1896. Greco, B., Il Lias superiore nel circondario di Rossano Calabro. Boll. de la Soc. geol. Ital. Vol. XV., p. 119 (Roma).
1886. Gregorio, A. de, Monographie des fossiles de Valpore (Mont Grappa) du sous-horizon de Grappin de Greg. Ann. de Géol. et de Paléont. publ. sous la direct. du Marquis A. de Gregorio. 2. livr. (Palermo).
1886. Gregorio, A. de, Fossiles tithoniques des Stramberg-Schichten du „Biancone“ de „Roverè di Velo“ de Verone. Ann. de Géol. et de Paléont. etc. 3. livr. (Palermo).
1868. Griesbach, K., Der Jura von St. Veit bei Wien. Jahrb. d. k. k. geol. Reichsanst., XVIII. Bd. (1868), p. 123 (Wien).
1869. Griesbach, C. L., Die Klippen im Wiener Sandsteine. Jahrb. d. k. k. geol. Reichsanst., XIX. Bd. (1869), p. 217 (Wien).
1908. Grossouvre, A. de, Description des ammonites du crétacé supérieur du Limbourg belge et hollandais et du Hainaut. Mém. Musée Roy. d'hist. nat. de Belgique. tom. IV. Bruxelles 1908.
1861. Gümbel, C. W., Geognostische Beschreibung des bayerischen Alpengebirges und seines Vorlandes. Geognost. Beschreib. d. Königreichs Bayern. Bd. I. (Gotha.)
1924. Gürich, G., „Ammonitenbrut“ von Opelesia steraspis nach Michael. Centralblatt f. Min. etc. 1924, p. 700 (Stuttgart).
1825. Haan, G. de, Monographiae Ammoniteorum et Goniatiteorum specimen (Lugduni Batavorum).

1885. Haug, E., Beiträge zu einer Monographie der Ammonitengattung *Harpoceras*. N. Jb. f. Min. etc., III. Beilagebd., p. 598 (Stuttgart).
1907. Haupt, O., Beiträge zur Fauna des oberen Malm und der unteren Kreide in der argentinischen Cordillere. N. Jahrb. f. Min. etc. XXIII. Beilagebd., p. 187 (Stuttgart).
1855. Hébert, E., Tableau des fossiles de la Croie de Meudon et description de quelques espèces nouvelles Mém. de la Soc. géol. de France. V. tome, p. 367 (Paris).
1859. Hébert, E., Note sur les caractères paléontologiques de la craie de Meudon. Bull. de la Soc. géol. de France. II. sér., tome XVI, p. 143 (Paris).
1913. Hennig, E., Aptychen von den Cap Verdeschen Inseln. Zeitschr. d. Deutsch. geol. Ges., A. Abhandl., 65. Bd., p. 161 (Berlin).
1878. Herbich, F., Das Széklerland. Mitth. aus. d. Jahrb. d. kön. ung. geol. Anst. V. Bd., 2. Heft (Budapest).
1897. Hochstetter, E. W. v., Die Klippe von St. Veit bei Wien. Jahrb. d. k. k. geol. Reichsanst., Bd. XLVII (1897), p. 95 (Wien).
1884. Hoernes, R., Elemente der Palaeontologie (Palaeozoologie), p. 313—315 (Leipzig).
1862. Hoeven, J. van der, Contributions to the Knowledge of the Animal of Nautilus Pompilius. Trans. of the Zool. Soc. of London. Vol. IV., p. 22 (London).
1829. Holl, F., Handbuch der Petrefactenkunde, p. 376. Allgem. Taschenbibliothek d. Naturwiss., IX. Theil (Dresden).
- 1869—70. Hon, H. le, siehe bei H. Le-Hon.
1881. Jhering, H. v., Die Aptychen als Beweismittel für die Dibranchiaten-Natur der Ammoniten. N. Jahrb. f. Min., Jahrg. 1881, I., p. 44 (Stuttgart).
1901. Imkeller, H., Die Kreidebildungen und ihre Fauna am Stallauer Eck und Enzenauer Kopf bei Tölz. Palaeontogr. Bd. XLVIII, p. 60 (Stuttgart).
1891. Janet, Ch., Note sur les conditions dans lesquelles s'est effectué le dépôt de la craie dans le Bassin Anglo-Parisien. Bull. de la Soc. géol. de France. 3. sér., tome XIX (1890—91), p. 913 unten (Paris).
1915. Jekelius, E., Die mesozoischen Faunen der Berge von Brassó. II. Die Neokomfauna von Brassó. Mitt. aus d. Jahrb. d. kgl. ung. geol. Reichsanst., XXIII. Bd., 2. Heft (Budapest).
1916. Jekelius, E., A Brassói hegyek mezozoós faunája. A magyar kir. földt. intéz. évkönyve. XXIV. köt. 3. füzetéből, p. 262 u. 276 (Budapest).
1922. Jekelius, E., Der mittlere und obere Jura im Gebiet des Hagimasul mare in Siebenbürgen. Bull. de la sect. scient. de l'Acad. Roumaine. VII. année (1920—21), p. 127 (Bucarest).
1923. Jessen, A., og H. Odum, Senon og Danien ved Voxlev., Danmarks geolog. Undersogelse. II. Raekke. Nr. 39, p. 45 (Kjobenhavn).
1883. Jones, T. Rupert, Palaeozoic Phyllopora; as reported on to the British Association, Southport 1883, Section C. Geology. Geol. Mag. Dec. II., Vol. X. (resp. d. ganzen Ser. Vol. XX), p. 461—464 (London).
1884. Jones, T. Rupert, and H. Woodward, On some Palaeozoic Phyllopora. Dec. III., Vol. I (resp. Vol. XXI.), p. 348—356 (London).
1867. Jourdan, vgl. in P. Reynés, l. c., p. 46—47.
1904. Jukes-Browne, A. J., The Cretaceous Rocks of Britain. Vol. III. The Upper Chalk of England. (Mem. of the Geol. Surv. of the Un. Kingdom.), p. 65, 84, 94, 247, 265, 470 (London).
1882. Kayser, E., Über Goniatiten-Aptychen. Zeitschr. d. Deutsch. geol. Ges., Vol. XXXIV, p. 819 (Berlin).
- 1862—66. Keferstein, W., Kopftragende Weichtiere. In H. G. Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. III. Bd., 2. Abth., p. 1335—1337, 1431 und 1434. Taf. CXXX und CXXXIV (Leipzig u. Heidelberg).

1846. Keyserling, A. Graf, und P. v. Krusenstern, Wissenschaftliche Beobachtungen auf einer Reise in das Petschora-Land im Jahre 1843, p. 286, Taf. 13, Fig. 3—7 (St. Petersburg).
1889. Kilian, W., Mission d'Andalousie: I. Le Gisement tithonique de Fuente de los Frailes. II. Etudes paléontologiques sur les terrains secondaires et tertiaires de l'Andalousie. Mém. prés. par div. sav. à l'acad. des sc. de l'Inst. de France. Extr. du tome XXX. (Paris).
- 1907—13. Kilian W., Unterkreide (Palaeocretacicum). 1—3. Lieferung. F. Frech's Lethaea geogn. (Stuttgart).
1755. Knorr, G. W., Lapidés diluvii universalis testes.
- 1771—73. Knorr, G. W., vgl. bei Walch.
1879. Koenen, A. v., Die Kulm-Fauna von Herborn. Jahrb. f. Min. etc., 1879, p. 317 (Stuttgart).
1926. Krantz, F., Die Ammoniten des Mittel- und Obertithons. In: E. Jaworski, F. Krantz und H. Gerth, Beiträge zur Paläontologie und Stratigraphie des Lias, Doggers, Tithons und der Unterkreide in den Kordilleren im Süden der Provinz Mendoza (Argentinien). Teil II. Geolog. Rundschau, Bd. XVII a. (Sonderband: Steinmann-Festschrift, p. 436, 437, 455, 456, 462, Taf. XVII Fig. 4—8 [Berlin].)
1825. Krüger, J. F., Urveltliche Naturgeschichte der organischen Reiche in alphabetischer Ordnung. I. Theil, p. 345—346 (Quedlinburg u. Leipzig).
1883. Lahusen, J., Die Fauna der jurassischen Bildungen des Riasanschen Gouvernements. Mém. du Comité géol. Vol. I. No. 1. (St. Petersburg).
- 1869—70. Le-Hon, H., Note sur les Aptychus. Bull. de la Soc. géol. de France. II. Sér. tome XXVII, p. 10—13 (Paris).
1875. Lepsius, R., Beiträge zur Kenntnis der Juraformation im Unter-Elsaß, p. 57 (Leipzig).
- 1876—78. Loriol, P. de, Monographie paléontologique des couches de la zone a Ammonites tenuilobatus (Badener Schichten) de Baden (Argovie). Mém. de la Soc. paléont. Suisse. Vol. III—V (Genève).
1881. Loriol, P. de, Monographie paléontologique des couches de la zone a Ammonites tenuilobatus (Badener Schichten) d'Oberbuchsitten et de Wangen (Soleure). Mém. de la Soc. paléont. Suisse. Vol. VII et VIII (Genève).
- 1873—74. Loriol, P. de, et E. Pellat, Monographie paléontologique et géologique des étages supérieurs de la formation jurassique des environs de Boulogne-sur-mer. I. partie. Mém. de la Soc. de phys. et d'hist. nat. de Genève. tome XXIII, p. 289 (Genève).
1872. Loriol, P. de, E. Royer et H. Tombeck, Description géologique et paléontologique des étages jurassiques supérieurs de la Haute-Marne. Extr. du tome XVI des Mém. de la Soc. Linnéenne de Normandie (Paris).
1874. Lundgren, B., Om en Comaster och en Aptychus fran Köpinge. Öfersigt af Kongl. Vetenskaps-Akademiens Förhandlingar. 1874. No. 3, p. 70 (Stockholm).
1865. Lyell, Ch., Elements of Geology. 6. Edit., p. 393 (London).
1876. Meek, F. B., A report on the invertebrate cretaceous and tertiary fossils of the upper Missouri Country. Report of the U. S. Geol. Surv. of the Territories (by F. V. Hayden). IX. Vol., p. 415—418, 438—440, Taf. 35 (Washington).
1864. Meek, F. B., and F. V. Hayden, Palaeontology of the Upper Missouri Invertebrates. Part I. Smithson. Contribut. to Knowledge, Nr. 172, p. 118—121 mit Textfig. 1 u. 2 (Washington).
- 1867—81. Meneghini, J., Monographie des fossiles du calcaire rouge ammonitique (Lias supérieur) de Lombardie et de l'Apennin central. Paléont. Lombarde 4. sér. (Milan).
1876. Meneghini, J. et J. G. Bornemann, Nota sulla struttura degli Aptici. Atti d. Soc. Tosc. di Sc. nat. resid. in Pisa. Vol. II, p. 89 (Pisa).

1829. Meyer, H. v., Das Genus *Aptychus*. Nov. act. phys.-med. Ac. caes. Leop.-Carol. nat. cur. Vol. XV, pars II, p. 125 (Breslau u. Bonn).
1831. Meyer, H. v., Das Genus *Aptychus*. (N.) Jahrb. f. Min. etc. II. Jahrg., p. 391 (Heidelberg).
1833. Meyer, H. v., Beiträge zur Petrefactenkunde: *Aptychus ovatus* und zur Kenntnis von *Aptychus* überhaupt. Mus. senkenberg. Bd. I, Heft 1, p. 24 (Frankfurt a. M.).
1838. Meyer, H. v., Mittheilung an Professor Bronn gerichtet. N. Jahrb. f. Min. etc. Jahrg. 1838, p. 416—417 (Stuttgart).
1894. Michael, R., Über Ammonitenbrut mit Aptychen in der Wohnkammer von *Opelia steraspis* Opp. Zeitschr. d. Deutsch. geol. Ges. Bd. XLVI (1894), p. 697 (Berlin).
1842. Michelin, H., *Aptychus*, Bull. de la Soc. géol. de France. 1. sér. Vol. XIII, p. 321, 367 (Paris).
1885. Moberg, J. Chr., Cephalopoderna i Sveriges Kritsystem. II. Artbeskrifning. Sver. geol. Undersökn. Afhandlingar. Ser. C. Nr. 73, p. 41—43 (Stockholm).
1875. Mojsisovics, E. v., Die Cephalopoden der Hallstätter Kalke. Abhandl. d. k. k. Geol. Reichsanst., VI. Bd., I. Hälfte (1873—1902), p. 121, Taf. XXXIX, Fig. 2—3 und p. 112, Taf. LX, Fig. 12 (Wien).
1882. Mojsisovics, E. v., Die Cephalopoden der mediterranen Triasprovinz. Abhandl. d. k. k. Geol. Reichsanst., X. Bd., p. 155, Taf. XXXV, Fig. 2 (Wien).
1851. Moore, Ch., On the *Aptychus*. Proceed. of the Somersetshire Archaeol. and Nat. Hist. Soc. II. (1851), p. 111—115 (Taunton).
1852. Morris, J., Note on *Aptychus*. Ann. and Mag. nat. hist. Vol. X, 2. Ser., p. 356, Tf. V, Fig. D. 1 (London).
1873. Neumayr, M., Die Fauna der Schichten mit *Aspidoceras acanthicum*. Abhandl. d. k. k. geol. Reichsanst., Bd. V, Heft Nr. 6 (Wien).
1875. Neumayr, M., Die Ammoniten der Kreide und Systematik der Ammonitiden. Zeitschr. d. Deutsch. geol. Ges., XXVII. Bd., p. 854—942 (Berlin).
1878. Neumayr, M., Über unvermittelt auftretende Cephalopodentypen im Jura Mitteleuropas. Jahrb. d. k. k. geol. Reichsanst., Bd. XXVIII, p. 36—37 (Wien).
1900. Nicklés, R., Sur un *Aptychus* de Sonninia du Bajocien de Nancy. Bull. de la Soc. des Scienc. de Nancy. Ser. II., tome 16, p. 125—126. Mit einer Tafel (Paris-Nancy).
1886. Nicolis, E., e C. F. Parona, Note stratigrafiche e paleontologiche sul Giura superiore della Provincia di Verona. Boll. d. Soc. geol. Ital. Vol. IV (1885), p. 1 (Roma).
1884. Nikitin, S., Die Cephalopodenfauna der Jurabildungen des Gouvernements Kostroma. Verhandl. d. kais. russ. miner. Ges., II. Ser., 20. Bd., p. 13 (St. Petersburg).
1885. Nikitin, S., Allgemeine geologische Karte von Rußland. Blatt 71. Kostroma etc. Mém. du Comité géol. Vol. II, No. 1 (St. Petersburg).
1921. O'Connell, M., New species of Ammonite opercula from the mesozoic rocks of Cuba. Americ. Mus. of nat. hist.: Americ. Mus. Novitates, No. 28 (New York).
1923. Odum, H., vgl. bei Jessen, A., og. H. Odum.
1829. Oken, L. v., „Isis“ von Oken (Encyklopädische Zeitung). Jahrg. 1829, p. 222 (Jena).
- 1857—1863. Ooster, W. A., Pétrifications remarquables des Alpes Suisses. Catalogue des Céphalopodes fossiles des Alpes Suisses etc. II. Partie (1857), VI. Partie (1863) (Genève).
- 1870—71. Ooster, W. A., und C. v. Fischer-Ooster, Protozoë helvetica. Bd. II (Basel u. Genf).
1856. Oppel, A., Ueber einige Cephalopoden der Juraformation Württembergs. 2. Ammonites planorbis Sow. (psilonotus Quenst.) mit erhaltenem *Aptychus*. Württemb. Jahreshfte, XII. Jahrg., p. 107 (Stuttgart).

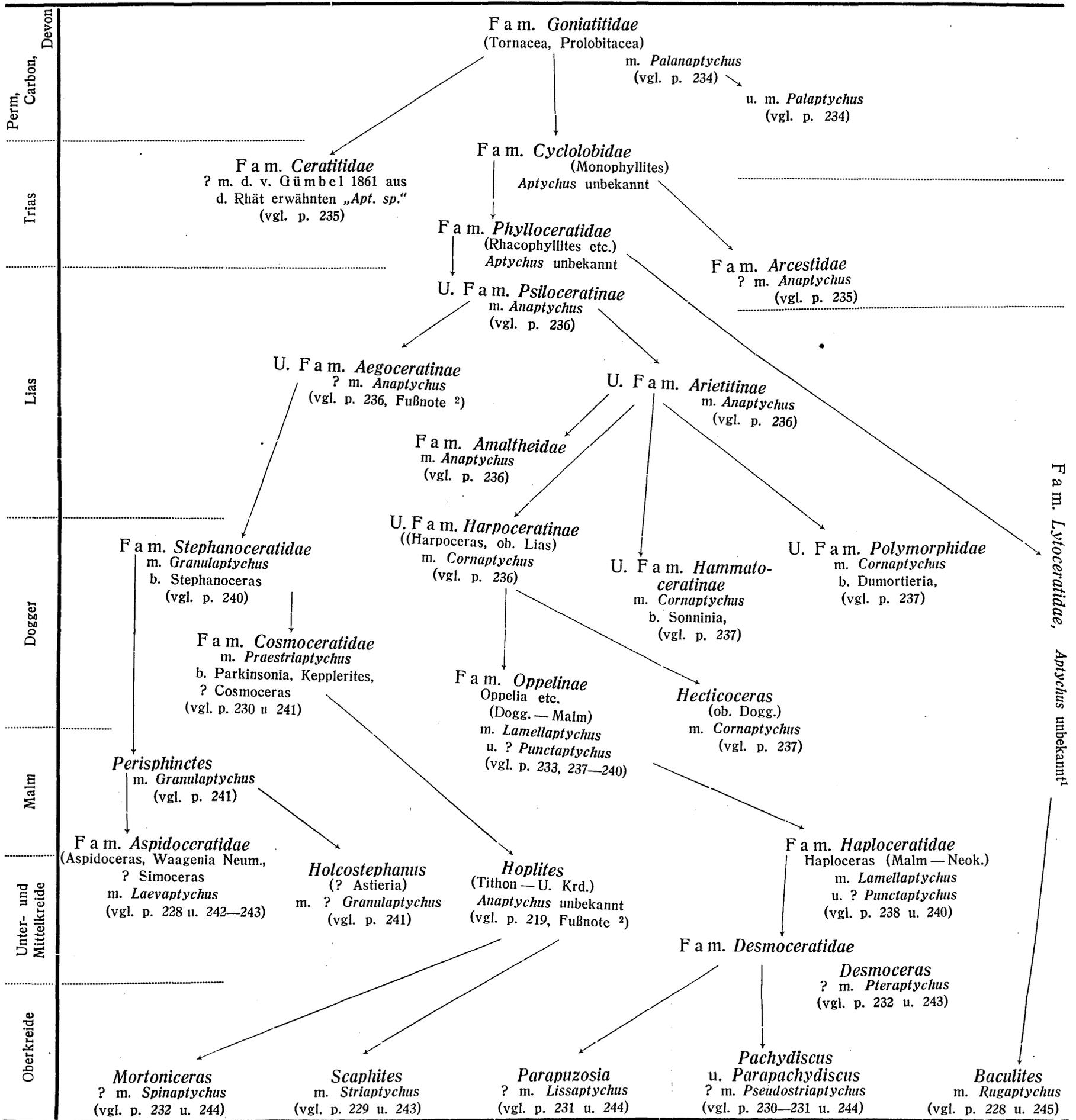
- 1856—58. O p p e l, A., Die Juraformation Englands, Frankreichs und des südwestlichen Deutschlands. Separatabdr. d. Württemb. naturw. Jahreshefte, XII.—XIV. Jahrg. (Stuttgart).
1863. O p p e l, A., Ueber jurassische Cephalopoden. Palaeont. Mitth. aus d. Mus. d. kgl. bayr. Staates. I. Bd., p. 127. Text u. Atlas (Stuttgart).
1865. O p p e l, A., Geognostische Studien in dem Ardèche Departement. Palaeont. Mitth. aus d. Mus. d. kgl. bayr. Staates, Bd. I, p. 305 (Stuttgart).
1865. O p p e l, A., Die tithonische Etage. Zeitschr. d. Deutsch. geol. Ges., Bd. XVII (1865), p. 535 (Berlin).
1866. O p p e l, A., und W. W a a g e n, Ueber die Zone des Ammonites transversarius. Be-necke's geognost. paläont. Beitr., Bd. I, p. 207, 218, 279 (München).
1842. O r b i g n y, A. d', Observations. Bull. de la Soc. géol. de France. 1. Sér. Vol. XIII, p. 359 (Paris).
1849. O r b i g n y, A. d', Cours élémentaire de Paléontologie et de Géologie stratigraphiques. I. Vol., p. 254—257 (Paris).
1855. O w e n, R., Lectures on the Invertebrata. 2. ed., p. 596 (London).
1878. O w e n, R., On the relative position to their constructors of the chambered shells of Cephalopods. Proceed. of the scient. meetings of the zool. soc. of London for the year 1878. Part IV, p. 955—975 (London).
1811. P a r k i n s o n, J., Organic remains of a former world. III. Vol., p. 184, 186 (London).
1830. P a r k i n s o n, J., An introduction to the study of fossil organic remains., p. 200, Tf. VIII, Fig. 29 (London).
1907. P e r v i n q u i è r e, L., Études de Paléontologie Tunisienne. I. Céphalopodes des terrains secondaires. Text u. Atlas (Paris).
1854. P e t e r s, K., Die Aptychen der österreichischen Neocomien- und oberen Juraschichten. Jahrb. d. k. k. geol. Reichsanst., Bd. V (1854), p. 439 (Wien).
1829. P h i l l i p s, J., Geology of Yorkshire (York).
1835. P h i l l i p s, J., Illustrations of the Geology of Yorkshire. Part I. The Yorkshire Coast p. 161, Taf. III, Fig. 26 und Taf. V, Fig. 8 (London).
1923. P i a, J., Über die ethologische Bedeutung einiger Hauptzüge in der Stammesgeschichte der Cephalopoden. Ann. d. Naturh. Mus. in Wien. XXXVI. Bd. p. 69 (Wien).
1845. P i c t e t, F. J., Traité élémentaire de Paléontologie. Tome II, p. 380—387, Planche 20; Tome III, p. 438 (Genève).
1854. P i c t e t, F.-J., Traité de paléontologie. II. édit., tome II, Text p. 551, Atlas Taf. XLVII (Paris).
1867. P i c t e t, F.-J., Mélanges paléontologiques. II. livraison: Études paléontologiques sur la faune a Terebratula diphyoides de Berrias (Ardèche), p. 122. Mém. de la Soc. de phys. et d'hist. nat. de Genève, tome XVII. 1. partie (Genève).
1868. P i c t e t, F.-J., Mélanges paléontologiques. IV. livraison: Étude provisoire des fossiles de la Porte-de-France, d'Aizy et de Lémenc. (Geneve).
1858. P i c t e t, F.-J., et P. de L o r i o l, Description des fossiles contenus dans le Terrain Néocomien des Voirons. Mat. pour la Paléont. Suisse. II. sér. (Genève).
1886. P i l l e t, L., Nouvelle description géologique et paléontologique de la Colline de Lémenc sur Chambéry. Text und Atlas (Chambéry).
1875. P i l l e t, L., et E. de F r o m e n t e l, Description géologique et paléontologique de la Colline de Lémenc sur Chambéry. Text u. Atlas (Chambéry).
1843. Q u e n s t e d t, F. A., Das Flözgebirge Württembergs, p. 256, 388, 445, 490 (Tübingen).
- 1846—49. Q u e n s t e d t, F. A., Petrefactenkunde Deutschlands. I. Bd. Cephalopoden. Text, p. 306 u. Atlas (Tübingen).
1852. Q u e n s t e d t, F. A., Handbuch der Petrefactenkunde. Text u. Atlas (Tübingen).
1858. Q u e n s t e d t, F. A., Der Jura. Text u. Atlas (Tübingen).

1867. Quenstedt, F. A., Handbuch der Petrefaktenkunde. 2. Aufl. Text u. Atlas (Tübingen).
1885. Quenstedt, F. A., Handbuch der Petrefaktenkunde. 3. Aufl. Text u. Atlas (Tübingen).
- 1883—85. Quenstedt, F. A., Die Ammoniten des schwäbischen Jura. I. Bd. Der schwarze Jura. Text u. Atlas (Stuttgart).
- 1886—87. Quenstedt, F. A., Die Ammoniten etc. II. Bd. Der braune Jura. Text u. Atlas (Stuttgart).
- 1887—88. Quenstedt, F. A., Die Ammoniten etc. III. Bd. Der weiße Jura. Text u. Atlas (Stuttgart).
1902. Ravn, J. P. J., Molluskerne i Danmarks Kridtaflejringer. II. Scaphopoder, Gastro-poder og Cephalopoden. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skr., 6. Raekke, naturv. og. mathem. Afd. Vol. XI, No. 4, p. 258—259 (Kjobenhavn).
1918. Ravn, J. P. J., Kridtaflejringerne paa Bornholms Sydvestkyst og deres Fauna. II. Turonet. Danmarks geol. Undersogelse. II. Raekke. Nr. 31, p. 33 (Kjobenhavn).
1891. Retowski, O., Die Aptychen sind echte Ammonitendeckel. N. Jahrb. f. Min. etc. Jahrg. 1891, II. Bd., p. 220 (Stuttgart).
1894. Retowski, O., Die tithonischen Ablagerungen von Theodosia. Bull. de la Soc. imp. des Naturalistes de Moscou. N. sér., tome VII. (année 1893), p. 206 (Moscou).
- 1845—46. Reuss, A. E., Die Versteinerungen der böhmischen Kreideformation. I. Abth., p. 24—25 (Stuttgart).
1867. Reynès, P., Monographie des Ammonites. Text p. 32—51 (Paris).
1893. Riche, A., Étude stratigraphique sur le jurassique inférieur du Jura méridional. Ann. de l'Univers. de Lyon. Tome VI. 3. fasc. (Paris).
1839. Roemer, F. A., Die Versteinerungen des norddeutschen Oolithen-Gebirges. Ein Nachtrag, p. 50 (Hannover).
1841. Roemer, F. A., Die Versteinerungen des norddeutschen Kreidegebirges, p. 103 (Hannover).
1844. Roemer, F. A., Das Rheinische Übergangsgebirge. Eine palaeontologisch-geognostische Darstellung, p. 53 u. 94 (Hannover).
1850. Roemer, F. A., Beiträge zur geologischen Kenntnis des nordwestlichen Harzgebirges. Palaeontogr., Bd. III., p. 28, Taf. IV., Fig. 18 (Cassel 1854).
1916. Rogala, W., Die oberkretazischen Bildungen im galizischen Podolien. II. Teil. Emscher und Senon. Bull. intern. de l'Acad. des Sciences de Cracovie. Classe des Sc. math. et nat. Série A. p. 273 u. 284.
1829. Ruppell, E., Abbildung und Beschreibung einiger neuen oder wenig gekannten Versteinerungen aus der Kalkschieferformation von Solenhofen (Frankfurth a. M.).
1922. Scalia, S., Nuove considerazioni sugli Aptychus. Rend. e Mem. d. R. Accad. di Scienze, Lett. ed Arti degli Zelanti Acireale. Ser. 3. Vol. X. (1918—1922), Mem. d. Classe di Scienze. 16 pag. (Acireale).
1922. Scalia, S., Considerazioni sulle Ammoniti e sugli Aptici, Rivista Ital. di Paleont. Anno XXVIII. p. 31 (Parma).
1846. Schafhäutl, K. E. v., Beiträge zur näheren Kenntnis der Bayrischen Voralpen. N. Jahrb. f. Min. etc., Jahrg. 1846, p. 640, 671, 672—673 (Stuttgart).
1851. Schafhäutl, K. E. v., Geognostische Untersuchungen des südbayerischen Alpengebirges (München).
1853. Schafhäutl, K. E. v., Über die geognostischen Horizonte in den Bayern'schen Voralpen. N. Jahrb. f. Min. etc. Jahrg. 1853, p. 399 (Stuttgart).
1863. Schafhäutl, K. E. v., Südbayerns Lethaea geognostica, p. 416 u. 419 (Leipzig).
1865. Schauroth, C. v., Verzeichnis der Versteinerungen im Herzogl. Naturalien-cabinet zu Coburg (Coburg).

1702. Scheuchzer, J. J., Specimen lithographiae Helvetiae curiosae, p. 21, Fig. 27—28 (Tiguri).
1716. Scheuchzer, J. J., Museum diluvianum, p. 72 (Tiguri).
1904. Schiller, W., Geologische Untersuchungen im östlichen Unterengadin. I. Lischannagruppe, Ber. d. naturf. Ges. zu Freiburg i. B., Bd. XIV (Freiburg i. B.).
1813. Schlotheim, E. F. v., Beiträge zur Naturgeschichte der Versteinerungen in geognostischer Hinsicht. C. C. Leonhard's Taschenbuch f. d. gesammte Mineralogie, VII. Jahrg., 1. Abth., p. 74 (Frankfurt a. M.).
1820. Schlotheim, E. F. v., Die Petrefaktenkunde auf ihrem jetzigen Standpunkte. I. p. 182 (Gotha).
1868. Schlumberger, Ch., Notes paléontologiques I. Aptychus et Anaptychus. Bull. de la Soc. Linnéenne de Normandie. 2. Sér., I. Vol. (Année 1866), p. 92, Taf. III (Caen).
1870. Schlüter, Cl., Bericht über eine geognostisch-paläontologische Reise im südlichen Schweden. N. Jahrb. f. Min. etc. Jahrg. 1870, p. 949 (Stuttgart).
- 1871—72. Schlüter, Cl., Cephalopoden der oberen deutschen Kreide. I. Theil. Palaeontogr., Bd. XXI (Cassel).
1876. Schlüter, Cl., Cephalopoden etc. II. Theil. Palaeontogr. Bd. XXIV. (Cassel.)
1905. Schmidt, M., Über Oberen Jura in Pommern. Abhandl. d. kgl. preuß. geol. Landesanst. u. Bergak. N. F. Heft 41 (Berlin).
1925. Schmidt, M., Ammonitenstudien. Fortschritte d. Geol. u. Palaeontol., herausgeg. v. W. Soergel Heft 10 (Berlin).
1915. Schneid, Th., Die Ammonitenfauna der obertithonischen Kalke von Neuburg a. D. Geol. u. pal. Abhandl. herausgeg. v. F.-J. Pompeckj u. Fr. v. Huene. N. F. Bd. XIII. Heft 5 (Jena).
1894. Schwarz, E. H. L., The Aptychus. The Geol. Mag. Dec. IV., Vol. 1, p. 454 (London).
1857. Sharpe, D., Description of the fossil remains of Mollusca found in the Chalk of England. Cephalopoda. Palaeontogr. Soc. p. 19 u. 53 ff. (London).
1848. Siebold, C. Th. v., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere, p. 371—372, Fußnote 5 (Berlin).
1907. Simionescu, I., Studii geologice si paleontologice din Dobrogea. I. Fauna cefalopodelor jurasice dela Hârsova, Acad. Rom. Publicat. fond. Vasile Adamachi. No. XXI. (Bucuresti.)
1886. Sokoloff, W. D., Couches, tithoniques de la Crimée (Russ. m. franz. Résumé). Mat. z. Geol. Russl. Vol. XIII. Kais. russ. mineralog. Ges. (St. Petersburg).
1835. Sowerby, G. B., in E. Deslongchamps, Münsteria, p. 61.
1925. Spath, L. F., Ammonites and Aptychi. Monogr. of the Geolog. Dep. of the Hunterian Museum, Glasgow University, on the Collection of fossils and rocks from Somaliland made by Messrs. B. K. N. Wyllie and W. R. Smellie. (Glasgow.)
1915. Spitz, A., und G. Dyhrenfurth, Monographie der Engadiner Dolomiten zwischen Schuls, Scans und dem Stilsferjoch. Beitr. z. geolog. Karte d. Schweiz. N. F. XLIV. Lief. (d. ganz. Werkes 74. Lief., p. 71—73, Taf. I, Fig. 30 [Bern].)
1925. Stefanini, G., Description of Fossils from South Arabia and British Somaliland. In: O. H. Little, The Geography and Geology of Makalla (South Arabia). Ministry of Finance, Egypt, Survey of Egypt, Geolog. Survey. Cairo 1925.
1889. Steinmann, G., Vorläufige Mittheilung über die Organisation der Ammoniten. Ber. d. naturf. Ges. zu Freiburg i. B., IV. Bd., 3. Heft, p. 31 (Freiburg i. B.).
1903. Steinmann, G., Einführung in die Paläontologie (Leipzig).
1907. Steinmann, G., Einführung in die Paläontologie. 2. verm. Aufl. (Leipzig).
1925. Steinmann, G., Beiträge zur Stammesgeschichte der Cephalopoden. Zeitschr. f. induct. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre, Bd. XXXVI (Berlin).

# Die phylogenetischen Beziehungen der Aptychen-Typen.

Tabelle, entworfen von F. Trauth.



Anmerkung: Die systematische Stellung von *Crassaptychus* (*Aptychus crassus* Hé b.) aus dem Senon von Meudon bei Paris ist völlig unbekannt (vgl. p. 232 u. 245).

<sup>1</sup> Vgl. p. 235, Fußnote 2 und p. 239, Fußnote 1.



1925. Steinmann, G., Gibt es fossile Tiefseeablagerungen von erdgeschichtlicher Bedeutung? Geolog. Rundschau, Bd. XVI, p. 438, 442 (Berlin).
1890. Steinmann, G., und L. Döderlein, Elemente der Paläontologie (Leipzig).
1897. Steuer, A., Argentinische Jura-Ablagerungen. Palaeont. Abhandl. herausgeg. v. W. Dames u. E. Kayser. N. F., Bd. III, Heft 3 (Jena).
1923. Stieler, C., Anormale Mündungen bei Infliciceraten. N. Jahrb. f. Min. etc. Beil. Bd. XLVII, p. 353 (Stuttgart).
1892. Stolley, E., Die Kreide Schleswig-Holsteins (Inauguraldissertation). Mitth. aus d. Mineralog. Inst. d. Univ. Kiel. Bd. I. (1892) p. 229—231 (Kiel u. Leipzig).
1857. Stoppani, A., Studii geologici e paleontologici sulla Lombardia (Milano).
1845. Strickland, H. E., On certain Calcareo-corneous Bodies found in the outer chambers of Ammonites. Quart. Journ. of the Geol. Soc. of London, Vol. I, p. 232 (London).
1863. Strombeck, A. v., Über die Kreide am Zeltberg bei Lüneburg. Z. d. D. geol. Ges., XV. Bd. (1863), p. 166.
1909. Stromer, E. v., Lehrbuch der Paläozoologie. I. Teil. Wirbellose Tiere. (Leipzig und Berlin.)
1851. Thurmann, J., Abraham Gagnebin de la Ferrière. Extr. des archives de la Soc. jurassienne d'Émulation (Porrentruy).
1861. Thurmann, J., et A. Etallon, Lethea Bruntrutana. N. Denkschr. d. Schweiz. naturf. Ges. Bd. XVIII. (Zürich.)
1906. Till, A., Die Cephalopodengebisse aus dem schlesischen Neokom. Jahrb. d. k. k. geolog. Reichsanst. Bd. LVI, p. 92, 95, 129 (Wien).
1890. Toucas, A., Étude de la Faune des couches tithoniques de l'Ardèche. Bull. de la Soc. géol. de France. III. Sér., tome XVIII (1889—90), p. 560 (Paris).
1892. Toula, F., Geologische Untersuchungen im östlichen Balkan etc. II. Abth. Denkschr. d. k. Ak. d. Wiss. in Wien, math.-nat. Cl., Bd. LIX, p. 442 (34) (Wien).
1906. Toula, F., Lehrbuch der Geologie. 2. Aufl. Text u. Atlas (Wien).
1907. Toula, F., Die Acanthicus-Schichten im Randgebirge der Wiener Bucht bei Giesshübl (Mödling WNW.) Abhandl. d. k. k. geol. Reichsanst., Bd. XVI. Heft 2 (Wien).
1902. Uhlig, V., Cephalopodenfauna der Teschener und Grodischter Schichten Denkschr. d. kais. Ak. d. Wiss. in Wien, math.-nat. Cl., Bd. LXXII, p. 67 (Wien).
1841. Valenciennes, A., Nouvelles recherches sur le Nautile flambé (Nautilus Pompilius Lam.) Arch. du Mus. d'hist. nat. tome II, p. 303—304 (Paris).
1838. Verneuil, E. Ph. de, et P. Deshayes, Mémoire géologique sur la Crimée, suivi d'observations sur les fossiles de cette péninsule. Mém. de la Soc. géol. de France, III. tome, I. partie, p. 31—32 (Paris).
1842. Verneuil, E. de., vgl. bei Archiac.
1905. Veters, H., Die Fauna der Juraklippen zwischen Donau und Thaya. I. Teil. Die Tithonklippen von Niederfellabrunn. Beitr. z. Pal. u. Geol. Öst.-Ung. u. d. Or. Bd. XVII, p. 242 (Wien u. Leipzig).
1846. Vogt, C., Lehrbuch der Geologie und Petrefactenkunde. 1. Aufl. I. Bd., p. 310 (Braunschweig).
1854. Vogt, C., Lehrbuch der Geologie und Petrefactenkunde. 2. verm. Aufl. I. Bd., p. 480 (Braunschweig).
1866. Vogt, C., Lehrbuch der Geologie und Petrefactenkunde. 3. verm. Aufl., I. Bd., p. 536—537 (Braunschweig).
1871. Vogt, C., I. c., II. Bd., p. 603 (Braunschweig).
1829. Voltz, Ph. L., Abbildung und Beschreibung einiger Versteinerungen aus den Schiefen von Solnhofen (Frankfurt a. M.).

1837. Voltz, Ph. L., Détermination des fossiles connus sous le nom d'Aptychus, Trigonellites etc. L'Institut, Journal général des Soc. et Trav. scientif. de la France et de l'Étranger. I. Sect., tome V, p. 48 (Paris).<sup>1</sup>
1837. Voltz, Ph. L., Détermination des fossiles connus sous le nom d'Aptychus. L'Institut etc. I. Sect., tome V, p. 97 (Paris).<sup>2</sup>
1837. Voltz, Ph. L., Erste Notiz über das Genus Aptychus. N. Jahrb. f. Min. etc. Jahrg. 1837, p. 304 (Stuttgart).
1837. Voltz, Ph. L., Zweiter Vortrag über das Genus Aptychus. N. Jahrb. f. Min. etc. Jahrg. 1837, p. 432 (Stuttgart).
1838. Voltz, Ph. L., Mittheilung an Professor Bronn gerichtet. N. Jahrb. f. Min. etc. Jahrg. 1838, p. 669.
1840. Voltz, Ph. L., Observations sur les belopeltis ou lames des Bélemnites. Mém. de la Soc. d'hist. nat. de Strasbourg. tome III, p. 38, Taf. II u. V (Strasbourg).
1867. Waagen, W., Ueber die Zone des Ammonites Sowerbyi. Benecke's geogn. paläont. Beitr. I. Bd., p. 608 (München 1868).
1869. Waagen, W., Die Formenreihe des Ammonites subradiatus. Benecke's geogn. palaeont. Beitr. Bd. II, p. 244—250 (München).
1870. Waagen, W., Über die Ansatzstelle der Haftmuskeln bei Nautilus und den Ammonoiden. Palaeontogr. Bd. XVII, p. 185, 192 ff., 199 ff. u. Taf. 40 (Cassel).
1875. Waagen, W., Jurassic Fauna of Kutch. I. Cephalopoda. Pal. Ind. Ser. IX, Vol. I, p. 59, Tf. 11 (Calcutta).
- 1771—73. Walch, J. E. J., Die Naturgeschichte der Versteinerungen etc. zur Erläuterung der Knorr'schen Sammlung von Merkwürdigkeiten der Natur: I. Theil (1773), p. 182, Taf. XXXIV a. Fig. 4; III. Theil (1771), 4. Capitel über die Supplemententafeln, p. 174, Taf. V e. Fig. 5—6 (Nürnberg).
1886. Walther, J., Die Function der Aptychen. Zeitschr. d. Deutsch. geol. Ges. XXXVIII. Bd., p. 241 (Berlin).
1893. Walther, J., Einleitung in die Geologie als historische Wissenschaft. II. Theil. Die Lebensweise der Meerestiere. 15. Kap. Die Ammoniten als Leitfossilien, p. 509 (Jena).
1884. Weerth, O., Die Fauna des Neocomsandsteins im Teutoburger Walde. Palaeont. Abhandl. herausgeg. v. W. Dames u. E. Kayser. II. Bd., Heft 1 (Berlin).
1868. Winkler, G. G., Versteinerungen aus dem bayrischen Alpengebiet mit geognostischen Erläuterungen. I. Die Neocomformation des Urschlauerachenthales bei Traunstein mit Rücksicht auf ihre Grenzschichten (München).
1902. Wolle mann, A., Die Fauna der Lüneburger Kreide. Abhandl. d. Preuß. geol. Landesanst., N. F., Heft 37, p. 108 (Berlin).
1882. Woodward, H., On a series of crustacean shields from the Upper Devonian of the Eifel; and on one from the Wenlock shale of S. Wales. Geol. Mag., new ser. Dec. II. Vol. IX (d. ganz. Zeitschr. Vol. XIX), p. 385. M. Taf. IX (London).
1884. Woodward, H., vgl. bei Jones.
1885. Woodward, H., On some palaeozoic Phyllopod-shields, and on Nebalia and its allies. The geol. Mag., New. Ser., Dec. III, Vol. II, p. 345—352, Taf. IX, Fig. 1—6 (London).
1851. Woodward, S. P., A Manuel of the Mollusca etc., p. 80—81 (London).
1860. Woodward, S. P., On an Ammonite with its operculum in situ. The Geologist (edit. by S. J. Mackie), Vol. III (1860), p. 328 m. Fig. (London).
- 1878—86. Wright, Th., Monograph on the Lias-Ammonites of the British Islands. Palaeont. Soc. (London).

<sup>1</sup> Dem Inhalt nach identisch mit der nächstnächsten Veröffentlichung Voltz' (1837. Notiz, N. Jb. f. Min. etc. 1837 p. 304).

<sup>2</sup> Dem Inhalt nach identisch mit der nächstnächsten Veröffentlichung Voltz' (1837. Vortrag, N. Jb. f. Min. etc. 1837 p. 432).

1886. Zakrzewski, A. I. A., Die Grenzschichten des Braunen zum Weißen Jura in Schwaben. Inaug.-Dissert. d. Univ. Tübingen (Stuttgart).
1830. Zieten, C. H. v., Die Versteinerungen Württembergs etc. (Stuttgart).
1870. Zigno, A. de, Annotazioni paleontologiche. Mem. del reale Ist. Veneto di Sc., Lett. ed Arti. Vol. XV, p. 27 (Venezia).
1868. Zittel, K. A., Die Cephalopoden der Stramberger Schichten. Palaeont. Mitth. aus d. Mus. d. kgl. bayer. Staates. II. Bd. Text u. Atlas (Stuttgart).
1869. Zittel, K. A., Geologische Beobachtungen aus den Central-Apeninen. Benecke's geogn.-paläont. Beiträge. II. Bd. Text, p. 91 (München).
1870. Zittel, K. A., Die Fauna der aeltern cephalopodenführenden Tithonbildungen. Pal. Mitth. aus d. Mus. d. kgl. bayer. Staates. II. Bd. Text u. Atlas (Cassel).
1885. Zittel, K. A., Handbuch der Palaeontologie. I. Abth. Palaeozoologie. II. Bd. Mollusca und Arthropoda, p. 400 (München u. Leipzig).
1921. Zittel, K. A. v., u. F. Broili, Grundzüge der Paläontologie (Paläozoologie). I. Abth. Invertebrata. 5. verb. u. verm. Aufl. (München u. Berlin).

### Inhaltsübersicht.

	Seite
Vorwort . . . . .	171
A) Über die Natur und Funktion der Aptychen . . . . .	172
a) Ältere und neuere Deutungen der Aptychen . . . . .	172
α) Deutungen als Reste von Nicht-Ammonoideen . . . . .	172
β) Deutungen als Reste der Ammonoideen . . . . .	175
γ) Deutungen als Opercula der Ammonoideen . . . . .	179
b) Die funktionelle Bedeutung der Aptychen als dem ventralen Mantelteile der Ammonoideen aufsitzende Opercula . . . . .	183
c) Fossile Erhaltung der Aptychen . . . . .	191
B) Morphologie der Aptychen . . . . .	192
a) Neue Terminologie der Aptychenschalen und Größenverhältnisse derselben	192
b) Vergleich der neuen Terminologie mit der im früheren Schrifttume gebrauchten . . . . .	206
C) Die Struktur der Aptychen . . . . .	210
a) Über die Struktur der Aptychen im Allgemeinen . . . . .	210
b) Über die Struktur der einzelnen Aptychentypen . . . . .	213
D) Die Benennung und Systematik der Aptychen . . . . .	221
a) Bisherige Benennungsweise der Aptychen . . . . .	221
b) „Typus“ und „Form“ als Grundlage einer neuen Benennungsart . . . . .	223
c) Die „Aptychen-Familien“ des älteren Schrifttums als Analoga der „Typen“ . . . . .	224
d) Über die „Typen“ einer neuen Aptychensystematik im Allgemeinen . . . . .	227
e) Näheres über den Umfang und die Verbreitung der einzelnen Aptychentypen	234
f) Die phylogenetischen Beziehungen der Aptychentypen (Tabelle) . . . . .	246
E) Schrifttum . . . . .	246