

Beobachtungen am rezenten *Nautilus*

KLAUS BANDEL & CHRISTIAN SPAETH*)

Mit Tafel 1-7

Inhaltsverzeichnis

Zusammenfassung	9
Summary	10
Einleitung	10
1. Der ballonförmige hintere Eingeweidesack	11
2. Der Ansatz des Gewebes an die Schale	12
3. Der lebende Siphon und seine Funktion	13
4. Siphonpfropf	15
5. Der Bau einer Kammer	16
6. Kammerwandgallerte	18
7. Kallusbildung auf dem Adultseptum	19
8. Lebende Exemplare von <i>Nautilus pompilius</i> LINNÉ im Aquarium	20
Resultate	22
Results	23
Zitierte Literatur	24

Zusammenfassung

Der Hinterabschnitt der Viszeralmasse von *Nautilus* ist von einem dünnen Epithel umgeben, dessen äußere Lage aus Mantelzellen besteht. Wo diese Lage an der Schale ansetzt, sind die Zellen des Mantelepithels palisadenartig differenziert. Sie ähneln damit den Mantelzellen des Siphon, die als Pumpepithel wirken. Die Mantelzellen des Anheftungsbereichs bei *Nautilus* sind denen von Gastropoden und Bivalven vergleichbar, wie aus der Literatur bekannt ist. Die palisadenartigen Zellen sind dichter angeordnet und zeigen massivere Gestalt, wenn an ihrer Basis Bindegewebe als Ansatz an die Muskelfasern dient.

Der Siphon von *Nautilus* ist nicht nur im Hinblick auf das Rohr segmentiert, sondern auch hinsichtlich des lebenden Gewebes. Jedes Segment zwischen den Septenkrägen wird durch Abzweigungen des zentralen Blutgefäßes versorgt, und die extrapalliale

*) Anschrift der Autoren: Priv.-Doz. Dr. habil. K. BANDEL, Institut für Paläontologie der Universität Erlangen-Nürnberg, 8520 Erlangen, Loewenichstraße 28. Prof. Dr. CHR. SPAETH, Geologisch-Paläontologisches Institut und Museum der Universität Hamburg, Bundesstraße 55, D-2000 Hamburg 13.

Institut der Universität Hamburg), der uns vom hinteren Mantelbereich und vom Siphonalstrang angefärbte Schnitt-Präparate herstellte. Herrn UWE RICHTER, Leiter des Tropariums im Tierpark HAGENBECK (Hamburg) verdanken wir Hinweise zur Hälterung und zu den Lebensäußerungen der Zootiere. Beim Öffnen der Schale mit der Gesteinssäge waren uns die Präparatoren des Geologisch-Paläontologischen Instituts und Museums, Herr H.-J. LIERL und Frau E. MEHRLING, behilflich, denen hier für die rasche Photographie der Kammerinnenseite und weiterer Aufnahmen zu danken ist. Frau M.-L. NEUFERT aus dem Institut für Paläontologie in Erlangen war bei der Anfertigung der Schnittphotos behilflich. Diskussionen mit den Kollegen Dr. PETER WARD und Dr. SIGURD VON BOLETZKY im Laboratoire Arago (Banyuls s.M./Frankreich) ergaben eine kritische Durchleuchtung der beobachteten Daten und zudem zahlreiche Anregungen und Ergänzungen. Die Arbeit wurde, im Falle von K. BANDEL, von der Deutschen Forschungsgemeinschaft unterstützt.

1. Der ballonförmige hintere Eingeweidessack

Der vorsichtig mit Hilfe einer Diamantsäge freigelegte hintere Eingeweidessack von *Nautilus* ist durchsichtig, dünn und erscheint ballonartig. Durch seine Wandung hindurch erkennt man die in ihm aufgehängten Organe, die von der Körperflüssigkeit umspült werden. Nur hinter den Ansatzstellen der beiden Muskelbündel (Kopfretraktoren), die über zwei Anheftungstreifen des Mantels miteinander verbunden sind, ist der Eingeweidessack ballonförmig und prall von der Körperflüssigkeit aufgeblasen (Taf. 1, Fig. 1). Die dünne Wand legt sich dicht der Schaleninnenseite an und setzt sich apikal in das hier weit offene Siphonalrohr hinein fort. Sicher ist ein solcher Mantel nicht in der Lage, eine eigene Gestalt auszuformen, sondern seine Form im Hinterteil der Wohnkammer wird durch die Gestalt der Schale, die Gewebeansätze und den Innendruck bestimmt.

SEILACHER (1975) hat in einem Modellversuch zur Septenbildung bei gekammerten Cephalopoden einen mit Flüssigkeit gefüllten Luftballon an die Schale angeklebt und dann für die Gestalt des Septums verantwortlich gemacht. Dieses Modell ist für *Nautilus* durchaus anwendbar und in der Natur verwirklicht. Allerdings können die Beobachtungen am rezenten *Nautilus* nicht unbedenklich auf alle gekammerten Cephalopoden übertragen werden. So besitzt etwa *Spirula* einen in das letzte Ende der Schale („Wohnkammer“) hineinreichenden Teil des Eingeweidessackes, welcher im wesentlichen die umfangreiche Leber umhüllt und sich in den Siphonalstrang fortsetzt. Dieser Sack ist jedoch von einem muskulösen Mantel umhüllt, in den hinein seitlich in zwei Strängen die Kopf-Muskulatur mündet. Der feste muskelreiche Mantel ist seinerseits in einem breiten dorsalen Streifen der Schale von innen verankert (BANDEL, 1982). Bei den fossilen Belemniten, untersucht bei *Hibolites* aus dem mittleren Jura, sind ganz ähnliche Gewebeansatzstellen zu beobachten, wie bei der rezenten *Spirula* (BANDEL, ENGESER & REITNER, 1983), so daß auch hier von keinem ballonförmigen Eingeweidessackende ausgegangen werden kann, wie es bei *Nautilus* entwickelt ist. Ähnliche Muskelnarben bzw. Gewebeansatzstellen wie bei *Spirula* und *Hibolites* sind beim karbonischen *Pseudorthoceras* entwickelt (RISTEDT 1971). Bei Ammoniten hingegen ist bei vielen Formen, vielleicht allen jurassischen und kretazischen (JORDAN, 1968), eine Ansatzstelle des Retraktormuskels ganz hinten und innen direkt vor dem Septum in der Wohnkammer entwickelt. Damit kann auch hier der Körper nur direkt vor dem Septum der Schale verbunden sein, wenn überhaupt. Die Lage und Entwicklung des Retraktormuskels bei dem mitteljurassischen *Quenstedtoceras* spricht dafür, daß hier der Retraktormuskel in gleicher Weise

funktionierte wie der von trochispiralig aufgerollten Schnecken und daß der hintere Teil des Eingeweidesackes möglicherweise nur dann der Schale angesetzt wurde, wenn eine neue Kammer zu bilden war (BANDEL, 1982). Die Gewebeansatzverhältnisse bei *Nautilus* sind seit den Untersuchungen von OWEN (1832) und APPELLÖF (1893) bekannt. Seither wird eine hintere „annulare“ oder „epitheliale Zone II“ von einer vorderen Ansatzzone mit den paarigen Muskelansätzen darin unterschieden.

2. Der Ansatz des Gewebes an die Schale

Schnitte wurden durch das Gewebe des Muskels und seines Ansatzes an der Schale sowie auch durch die Wand des Eingeweidesackes vor und hinter dieser Ansatzstelle gelegt. Hierbei wurde auch ein weiterer Bereich des Mantels geschnitten, in dem dieser in einem schmalen Streifen der Schale angesessen hat. An beiden Stellen ist zu erkennen, daß der Ansatz des Gewebes an die Schale über besonders gestaltete Zellen (Palisadengewebe) vollzogen wird, die auf einem Bindegewebepolster beziehungsweise einer Bindegewebe-Schicht aufgesetzt sind und in ihr wurzeln (Abb. 2). In der Basis der Muskelbündel sind die Muskelfiber von innen kommend den Kollagenfasern des Bindegewebes angesetzt (Taf. 1, Fig. 2, Fig. 3). Nach außen hin folgen hohe, schlanke Zellen, die in der äußersten Bindegewebesicht über ein besenartiges Faserbündel wurzeln und aus deren oberen Enden organische Fasern herausragen (Taf. 1, Fig. 4). Letztere stellen die eigentliche Verbindung zwischen lebender Zellschicht und toter Schale dar. Zwischen den einzelnen säulenförmigen Zellen des Palisadengewebes sind freie Räume vorhanden, durch die Körperflüssigkeit gespült werden kann. Die Zellen dieses Mantelepithels sind die Produzenten organischer Fibrillen, die die feste Verbindung zwischen der Schale einerseits und dem Körpergewebe andererseits darstellen. Sie werden von der Körperflüssigkeit umspült, mit Energie und Grundbaustoffen zur Sekretion organischer Fibrillen versorgt. Im Gegensatz zum Pumpepithel, den Mantelzellen des Siphostranges, sind die zwischen den Zellen gelegenen Spalten nicht oben erweitert, sondern eher im unteren Teil etwas breiter (vergl. Kap. 3). Hinsichtlich ihrer Gestalt und ihrer Funktion als Drüsenzellen gleichen sie den Zellen des Siphonalstranges.

Wichtig ist festzustellen, daß die Verbindung zwischen Weichkörper und Schale nicht durch ein Aufsetzen der Muskelzellen an die Schale selbst erfolgt, sondern daß die Muskelzellen an einem Knorpel-(Binde-)Gewebe ansetzen. Dieses wiederum wird über Zellen des Mantelgewebes, dem Palisadenepithel, mit der Schale verbunden. Auch hier ist die Verbindung nicht direkt, sondern erfolgt über Fibrillen, die sich in die Zelle hinein fortsetzen (Taf. 1, Abb. 4), außerhalb der Zelle aber unbelebtes Schalenmaterial darstellen. Bei anderen Mollusken ist ein ähnliches Gewebe auch immer dort festzustellen, wo der Weichkörper der Schale ansitzt. HUBENDICK (1958) fand es bei *Acroloxus lacustris*, einer Süßwasserschnecke. TOMPA & WATABE (1976) bestätigten diesen Befund im Detail für Gastropoden und verglichen mit den Daten von NAKAHARA & BEVELANDER (1970), die von Muscheln gewonnen waren. Es zeigt sich, daß das Palisadengewebe dem „adhesive epithelium“ (HUBENDICK, 1958) oder „tendon cells“ TOMPA & WATABE (1976) weitgehend gleicht.

Schon vom ersten Moment der Schalenbildung an erfolgt eine Anheftung des Gehäuses bei conchiferen Mollusken in dieser Weise, wobei dann noch die Zellen der Periostakum-Abscheidung in direktem Kontakt mit ihren Sekretionsprodukten verbleiben (BANDEL, 1982). Das ändert sich später, und der Kontakt wird auf das Palisadengewebe übertragen, ein Gewebe, welches rasch durch Differenzierung von Mantelzellen erzeugt und ebenso rasch wieder resorbiert werden könnte und somit beim nötigen raschen Umbau der Weichkörper-Schalenverbindung bei Cephalopoden, besonders bei gekammerten, zum Bau einer neuen Kammer von Nutzen ist.

Vor und hinter der Ansatzstelle des Muskels ist kein Palisadengewebe erkennbar. Allerdings ist wieder eine etwas weniger dicht ausgebildete Anheftungsgewebestelle dort entwickelt, wo der Schnitt durch den Bereich ver-

läuft, in dem der Mantel der Schale angeheftet ist. Hier ist zum einen zu beobachten, daß sich das sehr dünne Bindegewebe des rückwärtigen ballonartigen Eingeweidesackes etwas verdickt und zum anderen die Zellen des Palisadengewebes nicht so dicht stehen und schlanker ausgebildet sind als bei den Muskelansätzen. Der Unterschied der Ansatzgewebe zueinander liegt in ihrer Funktion begründet. Hier ist der Mantel nur der Schale angesetzt, beim Muskel dagegen bildet die Verankerung ein echtes Widerlager. Unterschiede in der Ausbildung des Palisadengewebes können für die verschiedenartige Gestalt und Ausprägung von Gewebeansatzstellen an die Schale verantwortlich gemacht werden.

Das Gewebe des rückwärtigen Eingeweidesackes ist dünn, und die Mantelzellen seiner Oberfläche sind gestreckt und liegen dem dünnen Bindegewebe dicht an. Hinter dem schmalen Gewebeansatz allerdings ist zu beobachten, daß sich Mantelzellen herausgebildet haben, die sich vom Bindegewebe abheben. Es handelt sich hier wohl um Zellen, die einer Aufgabe zugeführt werden, wie etwa der Bildung eines Gewebeansatzes oder eines Mineralschalen-Bildungsgewebes, welches aus kurzen, dicht stehenden Mantelzellen besteht, wie es für *Nautilus* bei DENTON & GILPIN-BROWN (1966) sowie bei GREENWALD et al. (1982) dargestellt ist und wie es ganz allgemein bei conchiferen Mollusken zu beobachten ist.

Die Knorpelschicht des Bindegewebes, die unter dem Muskelansatz entwickelt ist, klingt nach hinten sehr rasch aus. Nach vorn hingegen setzt sie sich in den Rand der Mantelhöhle hinein fort und sorgt hier dafür, daß diese Höhle knorpelig verstärkt ist und nicht kollabieren kann. In der Wand des hinteren Eingeweidesackes sind nur wenige Muskelfibern vorhanden (Taf. 2, Fig. 2). Im Gewebe vor der Muskelansatzstelle hingegen ist eine dichte Schicht von Muskelfibern enthalten (Taf. 2, Fig. 3).

Der Kopfmuskel besteht in seinem Kern im wesentlichen aus Längsmuskelfasern und ist von Ringmuskeln umgeben, die als Antagonisten bei der Streckung der Längsmuskeln tätig werden.

3. Der lebende Siphon und seine Funktion

Schon HALLER (1895) und WILLEY (1902) haben die Gewebe des lebenden Siphon von *Nautilus* untersucht und beschrieben und seine Schichten im wesentlichen erkannt. Allerdings ist die Aufgabe dieses Gewebes erst von DENTON & GILPIN-BROWN (1966) erfaßt worden. Man ging vordem davon aus, daß die Kammern der Cephalopodengehäuse schon bei ihrer Bildung mit Gas gefüllt gewesen seien. Daß der Siphon dazu benötigt wird, ursprünglich mit Flüssigkeit gefüllte Kammern zu leeren, ist also eine relativ neue Erkenntnis der Biologen und hatte natürlich große Auswirkungen auf die Interpretation der fossilen Cephalopodengehäuse.

Bei unserer Untersuchung haben wir den Siphon in seinem Rohr belassen und aus der Schale herausgeschnitten. Herr TIEMANN hat Siphon und Kammerreste dann entkalkt und das entkalkte Präparat gefärbt und eingebettet, sodann geschnitten. Wir konnten also das Siphongewebe in seiner Lage im Siphonalrohr studieren. Natürlich ist Vorsicht geboten bei der Interpretation des fixierten Materials, welches ja eine gewisse Veränderung, etwa eine Schrumpfung, erlebt haben könnte. Sicher ist auf jeden Fall, daß das Siphonalrohr in jedem Septenkragen der Rohrwand dicht anliegt (Taf. 3, Fig. 1, 2). Nicht entschieden werden konnte, ob es hier vielleicht auch eine leichte Anheftung über organische Fasern gibt, wie dies bei Gewebeansätzen außerhalb des Siphonalrohres auftritt. Diese Anheftung, falls vorhanden, kann aber nicht sehr

fest sein, denn der Siphon gerade getöteter Tiere läßt sich oft völlig unzerstört aus dem Rohr herausziehen, wie P. WARD an einer Reihe von frisch gefangenen Tieren ausprobiert hat (persönliche Mitteilung). Hierbei erscheint der Siphon dann ein wenig wie eine in ihrem Durchmesser abnehmende Perlenkette, wobei die Einschnürungen wohl mit den Bereichen zusammenfallen, die in den Septenkrägen gelegen haben. In den Verengungszonen des Siphonalrohres ist auf jeden Fall auch eine Trennung zu beobachten, durch die die extrapalliale Flüssigkeit eines Siphosegmentes von der der benachbarten Segmente geschieden wird. Dies ist eine sehr sinnvolle Einrichtung, denn verschiedene Kammern können damit leicht von einer unterschiedlich salzigen extrapallialen Flüssigkeit benetzt werden. Außer der Lage direkt am Prismenpolster, die das Ende eines Siphosegmentes darstellt, ist keine Veränderung des Siphonalgewebes zu beobachten, was die äußere und die Bindegewebeschicht angeht. Nur die zentrale Körperflüssigkeitshöhle erscheint hier etwas weniger weit, d. h. das Lumen zwischen den Bindegewebeschichten ist hier enger.

Die Gliederung der Gewebe im Siphon läßt sich gut in unseren Schnitten erkennen. Außen ist eine Lage säuliger Zellen entwickelt, nicht unähnlich der der Gewebeansatzstellen des Mantels (Taf. 3, Fig. 3). Diese ruht auf einer weitmaschigen Bindegewebsschicht, die ihrerseits einen zentralen, von Blutgefäßen durchzogenen Raum umgibt, ihn durchzieht und gliedert. Wenn man vom Eingeweidesack nach hinten im Siphon diesen zentralen Raum betrachtet, so stellt man fest, daß der anfangs weit offene Innenkanal der Blutflüssigkeit nach hinten zu in eine zentrale und weitere schmalere Ader untergliedert wird. Das Siphongewebe wird also nach hinten hin immer dichter und fester.

Die äußere Schicht des Siphonepithels zeigt eine Reihe von Merkmalen, die z. T. von HALLER (1895) und WILLEY (1902) abgebildet wurden und von DENTON & GILPIN-BROWN (1966) eine Ausdeutung erfuhren. WARD et al. (1980), FUKUDA et al. (1981) und GREENWALD et al. (1982) haben diese weiter und detailliert ausgebaut. Das Besondere dieses Pump epithels besteht darin, daß es von Einfaltungen gegliedert wird, die vom Bindegewebe ausgehend kurz vor der Außenoberfläche enden (Taf. 4, Fig. 1, 2). Diese Einfaltungen, oder „Drainage“-Kanäle, wie sie von DENTON & GILPIN-BROWN benannt wurden, verlaufen in Längsrichtung kurz unter der Oberfläche des Siphonstranges.

In diese Kanäle hinein, die GREENWALD et al. (1982) „Canaliculi“ nennen, öffnen sich kleine Röhren, die erst im elektronenmikroskopischen Bild erkennbar werden und die wiederum von FUKUDA et al. (1981) „canaliculi“ genannt wurden. Es ist also der Begriff „canaliculi“ besser zu vermeiden, und es soll hier in der Folge von Kanälen einerseits und in sie mündenden Röhren andererseits gesprochen werden. WARD et al. (1980), FUKUDA et al. (1981) und GREENWALD et al. (1982) beobachteten einen dichten Besatz von Mitochondrien um die Röhren herum. Sie verglichen diese Epithelien mit solchen, die im Tierreich dort entwickelt sind, wo Salz gepumpt werden muß. Hierbei liefern die Mitochondrien die Energie, die das salzpumpende Enzym benötigt, um Salz aus der Zelle gegen den osmotischen Druck in die Röhre zu transportieren. Die Röhre dient sowohl dem Abtransport des Salzes in die Kanäle hinein als auch zur Anlieferung von Sauerstoff und Nahrungsstoffen aus dem Blut in den Bereich der Zellaktivität. Die das Salz enthaltende Flüssigkeit kommt in die Zelle über eine mit Mikrovilli in ihrer Oberfläche stark vergrößerte Zellaußenseite, die zudem noch durch Einwölbungen vergrößert ist (DENTON & GILPIN-BROWN, 1966, Fig. 7). Diese Flüssigkeit wiederum, die die extrapalliale Flüssigkeit darstellt, steht im Kontakt mit der Kammerflüssigkeit. Während WARD et al. 1980 und GREENWALD et al. (1982) meinen, daß dieser Kontakt über den ganzen Siphon erfolgt, den sie sich als porös vorstellen, berücksichtigen

FUKUDA et al. (1981) die Ergebnisse von BANDEL & BOLETZKY (1979), denen zufolge nur der nahe dem Septenkragen gelegene Abschnitt des Siphonalrohres kurz vor seiner Anheftung im Kragen durchlässig ist. Hier ist auch der Bereich, in dem eine Trennung der Kammerflüssigkeit von der kleinen in der Pfeilerzone enthaltenen Flüssigkeitsmenge erfolgt und damit den Salzpumpvorgang erleichtert. Es wird hier nämlich immer nur eine kleine Menge der Kammerflüssigkeit in Kontakt mit dem Siphogewebe gebracht und dadurch eine Salzniedrigung dieser Flüssigkeitsmenge erleichtert. Der Prozeß des Pumpens wird dadurch zwar auch zeitlich verzögert, aber auch erleichtert („decoupled“, DENTON & GILPIN-BROWN 1966). Unsere Schnitte zeigen, daß in jedem Siphosegment von dem Mittelstrang abzweigende Adern sich durch das Bindegewebe hindurch in das Pumpgewebe hinein fortsetzen (Taf. 4, Fig. 3). Sie treten mit den Längsfalten in Verbindung, die in ihrem basalen Bereich meist sehr eng sind, in dem der Epitheloberfläche nahen Bereich weit auseinandergehen und hier mit Blutflüssigkeit gefüllt sind (Taf. 4, Fig. 1, 2). Hier ist über den Herzschlag eine dauernde Bewegung des Blutes in den Längsfalten zu erwarten und damit eine Anlieferung von Energie einerseits und eine Abführung von Salz andererseits gewährleistet. Die im Siphosegment vorhandene extrapalliale Flüssigkeit steht im engen Kontakt mit der Zellflüssigkeit des Pumpepithels und gleicht sich ihr in ihrer Salzkonzentration an. Über den porösen Bereich des Siphonalrohres steht die extrapalliale Flüssigkeit ihrerseits in Kontakt mit der Kammerflüssigkeit (Taf. 5, Fig. 1). Der poröse Bereich ist vom eigentlichen Kammerraum abgetrennt und liegt einer Pfeilerzone an, in die hinein die poröse Außenschicht des Siphonalrohres endet. Sie steht mit den organischen Gallertebelegen der Kammerinnenseite in Verbindung (vgl. Kap. 6) und damit, indirekt, auch mit der Hauptmenge der Kammerflüssigkeit, auch wenn bereits eine Gasblase den oberen Teil des Kammerraumes einnimmt.

Wenn nun die Salzpumpe abgestellt wird, geht solange noch Wasser aus der Kammer heraus, bis sich ein Gleichgewicht zwischen Zell-Blutsalzspiegel und Kammersalzspiegel eingestellt hat. Auf Grund des Unterdrucks in der Kammer würde danach Wasser wieder in den Kammerinnenraum zurückströmen, allerdings könnte nicht die ganze Kammer geflutet werden, weil zuvor das ausdiffundierte Gas wieder in Lösung gehen müßte, ein Vorgang, der wohl nur sehr langsam, wenn überhaupt in der Weise, erfolgen kann. Beim *Nautilus*, dessen Kammern zumeist völlig leergepumpt sind, muß also die Salzpumpe im ganzen Bereich des Siphos immer angestellt sein.

4. Siphopropf

Die Regel scheint zu sein, daß das Gewebe des Siphos bis in das Ende des Siphonalrohres hinein während der ganzen Lebenszeit durchgängig vorhanden ist (WARD et al. 1980). Es gibt jedoch Fälle, in denen im hinteren Teil des Siphonalrohres ein Pfropf eingefügt ist, dessen Aufbau zeigt, daß es sich hierbei um eine geordnete Ablagerung des Siphonalgewebes handeln muß (Taf. 5, Fig. 2). Ein solcher Pfropf ist auch von anderen Bearbeitern an *Nautilus* bereits beobachtet worden (WARD, persönliche Mitteilung), jedoch immer nur an einigen wenigen Gehäusen, während andere einen normalen, offenen Siphos besaßen. An einer größeren Anzahl von 20 Gehäusen, die entlang der Mittelebene aufgesägt wurden, konnte diese Beobachtung bestätigt werden. Hierbei zeigt sich, daß nur bei einem dieser 20 Exemplare ebenfalls ein Siphopropf auffindbar war, so wie bei einem vorherigen Individuum schon einmal zufällig gefunden wurde.

Der Pfropf beginnt am Ende eines Siphosegmentes (Taf. 5, Fig. d2) und bildet einen nach hinten wie ein Septum gerundeten Abschluß. Dies zeigt, daß es sich hierbei nur um eine wohlgeordnete Bildung eines gerundeten Siphonstranges handeln kann. Die Zusammensetzung der Siphonalrohrfüllung besteht aus organischen Schichten, die sehr dicht aneinandergesetzt sind und am Einsatz in das Siphonalrohr eine dichte Anwachsagerung aufweisen (Taf. 5, Fig. 3). Neben dieser Streifung ist auch eine Längsriefung vorhanden, die wohl die Innenoberfläche des Siphonalrohres widerspiegelt. Im Randbereich sind in den Pfropf auch einzelne Aragonitkristalle mit eingewachsen, die aber keine regelhafte Anordnung zeigen. Das Pfropfmateriale ist sehr fest und konnte mit Sicherheit den Siphonalkanal in einer Weise versiegeln, die es unmöglich machte, daß die hinter dem Propf gelegenen Kammern geflutet werden konnten (Taf. 5, Fig. 4).

Das Vorhandensein eines organischen Pfropfes des Siphonalrohres, der nur in geordneter Weise durch das Ende des Siphogewebestranges abgeschieden worden sein kann, legt die Frage nahe, warum das nicht die Regel ist. Warum wird der hintere Teil des Siphonalstranges am Leben erhalten, wo er doch ununterbrochen Pumparbeit leisten muß, damit die Kammern nicht geflutet werden. Es liegt nahe anzunehmen, daß der Siphon neben seiner Funktion als Kammerflüssigkeitspumpe noch andere Funktionen besitzt. FUKUDA et al. (1981) vertreten die Vermutung, daß die im Siphonalgewebe enthaltenen Nervenstränge eine Veränderung des Druckes bei der Bewegung in der Wassersäule wahrnehmen können, eine Meinung, der sich auch WARD (persönliche Mitteilung) anschließen würde. Da über die Reizrezeptoren noch nichts bekannt ist, kann man hier nur Vermutungen anstellen. Auffallend ist jedoch, daß *Nautilus* durchaus nahe an dem Wassertiefenbereich lebt, unterhalb dessen sein Gehäuse implodieren würde. Eine irgendwie geartete Sinneswahrnehmung wäre hier sehr nützlich, und vielleicht ist das über den Siphon möglich. Was für *Nautilus* gilt, kann auch für fossile gekammerte Cephalopoden angenommen werden. Wenn der Siphon Sinneswahrnehmung ermöglicht, dann sind innersiphonale Kalkablagerungen nicht sehr vorteilhaft, außer wenn sie von Kanälen durchzogen wären, wie es bei den Actinoceraten nachgewiesen wurde.

5. Der Bau einer Kammer

Die Anlage einer neuen Kammer bei *Nautilus* ist in ihren wesentlichen Grundzügen inzwischen bekannt. Da wir aber direkte Beobachtungen bei fossilen Cephalopoden nicht mehr anstellen können, ist es wichtig, jedem Schalenmerkmal im Bereich einer Kammer eine genaue Stellung im Ablauf des Kammerbaus gegenüberzustellen. Nur dann kann die Ausdeutung ähnlicher Strukturen bei fossilen Formen zu glaubwürdigen Ergebnissen führen.

Bei unserem *Nautilus*-Exemplar stellte sich heraus, daß in den geöffneten Kammern vom Siphonalrohr ausgehend einige organische Stränge zum Septum hin verlaufen und sich mit seiner apikalen organischen Basallage vereinigen (Taf. 6, Fig. 1). Ganz ähnliche Gebilde sind auch von Ammoniten bekannt und wurden bei *Quenstedtoceras* von BANDEL (1981, Fig. 1–4) beschrieben (hier sind weitere Literaturzitate aufgeführt).

DENTON & GILPIN-BROWN (1966) stellten fest, daß das Lumen einer neuen Kammer dadurch entsteht, daß der sich zurückziehende Eingeweidesack Körperflüssigkeit ausschleust. Sie fanden, daß diese Flüssigkeit zwar die gleiche Salinität besitzt wie das Meerwasser, jedoch eine etwas andere Zusammensetzung. Diese Flüssigkeit wurde also nicht neben dem Mantel von außen

hereingelassen, sondern hinter einer Mantel-Schalenverankerung durch das Gewebe von innen her ausgeschieden. WARD et al. (1980) haben den Verlauf einer Kammerbildung bei lebenden Tieren verfolgt, indem sie die kammerbauenden Tiere in Zeitabständen geröntgt haben. Hierbei ergab sich, daß dem Kammerbau zuerst eine Verlagerung des Mündungsrandes nach vorn vorausging, der recht genau die Länge der später zu bildenden Kammer reflektiert. Dann verläßt der Weichkörper den Raum der zu bildenden Kammer und verschließt diesen Raum hinter dem Körper. Danach tritt ein dünnes Kalkseptum auf, und der Siphon zeigt eine Kalklage.

Die einzelnen Stadien sind in ihrer Aufeinanderfolge also bekannt, jedoch ist die Aufeinanderfolge der Ausscheidungsprodukte des Mantels noch nicht direkt beobachtet worden. Aus dem Ablauf wird aber klar, daß zuerst die Wohnkammer entsprechend vergrößert wird. Das ist bei *Nautilus* nötig, weil sich hier das Tier nur bis zum Rand der Wohnkammer zurückziehen kann und nicht in die Wohnkammer hinein. Bei Ammoniten war das in der Regel sicher anders, da bei ihnen der Weichkörper weiter in die größere bzw. längere Wohnkammer zurückziehbar war (LEHMANN, 1976; BANDEL, 1982).

Im Anschluß daran muß sich bei *Nautilus* die Verankerung des Weichkörpers in der Wohnkammer nach vorn verlagert haben und vor dem ersten Abscheiden der Kammerflüssigkeit wieder rundum den hinteren Teil der Wohnkammer dicht versiegelt haben. Es liegt nahe, eine rasche Verlagerung der Muskeln und des sie verbindenden Epithelansatzes nach vorn zu erwarten. Getrennt hiervon löste sich der Eingeweidesack danach von seinem Ansatz unmittelbar vor der Septenoberfläche, der Siphonalstrang wurde gestreckt, seine Zellen vermehrten sich, und der Eingeweidesack verlagerte seine Anheftung im Gleichschritt mit dem Flüssigkeitspolster nach vorn. Als Schalenbildungen sind in dieser Phase nur einzelne, miteinander verklebte Fasern vorhanden, die den Pfeilern der Septenoberfläche angesetzt sind (vgl. Taf. 6, Fig. 1). Die zuletzt gebildeten Fasern des zurückweichenden, sich streckenden Siphos sind jene, die wir photographisch darstellen konnten, die aber in getrockneten Schalen zerrissen und geschrumpft sind. Wie bei Ammoniten sind diese Fasern dort, wo das Eingeweidesackgewebe zur Ruhe kommt, in einem Prismenkissen der Schale angesetzt, der sogenannten „Muralleiste“ der Terminologie von BLIND (1980). Letzterer Autor interpretierte diese Leiste allerdings als Ansatz der „Subepithelialen Muskulatur“. Das geht schon deswegen nicht, weil bei Epithelansätzen an die Schale bei Mollusken nirgends stufenförmige Kristallbildungen entstehen, sondern hier eher Gruben oder Eindrungen in der Schalenoberfläche zurückbleiben. Dies geht auch aus den Muskelansatzmarken hervor, wie sie MUTVEI 1957 von paläozoischen Nautiloideen abbildet und beschreibt.

Die Stufe ist, wie aus zahlreichen Schliffbildern von BLIND (1976) klar hervorgeht, ein wenig hinter dem eigentlichen Ansatz des Septums gelegen. Erst wenn das erste durchgehende Septum in Erscheinung tritt, also die Kammerflüssigkeit versiegelt wird, hat der Eingeweidesack seine nun endgültige Stellung eingenommen. Er ist der Schale unmittelbar vor dem Septenansatz angeheftet in der „Epithelial Zone II“ von APPELLÖF (1893). Es entsteht die kalkig-organische Schicht des Siphos und die organische Basalschicht des Septums, in die die organischen Fasern der ersten Siphoumhüllung eingeklebt werden (Taf. 6, Fig. 3). Danach wird im Septen- und Septenkragenbereich Perlmutter ausgeschieden, und im Siphonalrohr bilden sich die organischen Lamellen. Nach der Ausscheidung des Siphonalrohres, dessen einzelne Lamellen individuell übereinander im Septenkragen des vorherigen Septums in einem Prismenkissen festgesetzt sind (APPELLÖF, 1893; MUTVEI, 1972; BANDEL

& BOLETZKY, 1979) hört hier die Schalenbildung auf, und das schalenabscheidende Mantelepithel des vorderen Siphos wird zum Pumpepithel umgebaut. Die Abscheidung des Septums geht weiter, wie WARD et al. (1980) zeigten und wie sich nun an Hand der entkalkten organischen Strukturen bestätigen läßt (Taf. 5, Fig. 1).

Es läßt sich somit also eine klare Reihenfolge in der Bildung der Schalenkomponenten einer Kammer festlegen.

Als erstes entsteht die Pfeilerzone, die den Septenkragen innen sowie die Oberfläche des Septums außen bedeckt. Sie endet in der Anlage des Siphosatzringes im Septenkragen. Dies ist die erste Schicht eines sich neu bildenden Kammerapparates. Als zweites entstehen Fasern, die den Siphos umhüllen und die beim allmählichen Rückzug des Eingeweidesackes aus der neuen Kammer gebildet werden. Dieser Rückzug soll nach den Beobachtungen von P. WARD (mündliche Mitteilung) nicht schnell sein, sondern eine Reihe von Tagen umfassen. Beim Erreichen der künftigen Kammerhöhe werden die Fasern mit der Außenwand über ein Prismenkissen verbunden und fest verankert. Der Siphos ist somit in seiner Lage fixiert.

Als drittes bilden sich gleichzeitig die kalkig-organische Schicht der Siphosaußenhülle und die organische Basalmembran des Septums, die nun in der prismatischen Wandverankerung des eigentlichen Septums der Innenwand angesetzt wird.

Als viertes bildet sich im Septenkragen des vorherigen Septums die prismatische Rohrverankerung; davor die poröse Siphonalrohrzone, die direkt den Pfeilern im Kragen aufgelagert ist (BANDEL & BOLETZKY, 1979) sowie die organischen Lamellen des eigentlichen Siphonalrohres. Diese gehen im Septum in die Perlmutterlagen über (APPELLÖF, 1893).

Fünftens wird nur noch das eigentliche Septum durch weitere Perlmutter-schichten verdickt, während das Siphonalrohr fertig ist. WARD et al. (1980) fanden, daß der Bau einer Kammer bis zum völligen Abschluß und dem Beginn des Baues der nächsten Kammer im Schnitt 90 Tage umfaßt.

6. Kammerwandgallerte

Beim Aufsägen der ausgepumpten Kammern fiel auf, daß in ihrem Innern alle Wände mit einer dichten, geschlossenen Gallertesicht belegt sind. Es sind in gleicher Weise Kammerwände wie Siphonalrohr bedeckt. Von WARD erfuhren wir (persönliche Mitteilung), daß eine solche, oft schwärzliche Gallerte generell in den Kammern noch lebender *Nautilus*-Tiere anzutreffen ist. Bei unserem Exemplar zeigte sich, daß die Gallerte beim Trocknen der Schale zu einer dünnen, festen organischen Schicht wird. Diese wiederum ist bereits von DENTON (1974) detailliert beschrieben worden. Er nahm an, daß eine solche dünne fibrillöse Schicht die Kammerwände innen bedeckt. Doch ist die von ihm beschriebene Schicht das Austrocknungsprodukt der Gallerte und nicht mit ihr identisch, wahrscheinlich nicht einmal in ihrer Zusammensetzung. Bei der Austrocknung tritt nämlich eine Veränderung ein, die zwar in diesem Falle noch nicht im Detail beobachtet wurde, die aber bei ähnlichen Substanzen nachzuvollziehen ist. So scheidet beispielsweise die Weinbergschnecke *Helix* bei einer Verletzung ihres Gehäuses eine gallertartig schleimige Flüssigkeit aus. Wird diese auf einem Objektträger getrocknet, so treten fibrilläre und lagig ausgerichtete organische Faserwandschichten auf, in die hinein noch Calcit- und Aragonitkristallite einsprossen können. Dabei verändert die ursprünglich viskose Flüssigkeit vollständig ihren ursprünglichen Charakter und ihre Eigenschaften.

Die Kammerinnengallerte stellt wohl den Rest der extrapallialen Flüssigkeit dar, in und auf der Septum und Siphonalrohr sprossen, sowie die innere Prismenschicht der Wohnkammerauskleidung. Sie ist jedoch wohl kein funktionsloses Überbleibsel des Schalenbaus, sondern sie erfüllt eine Aufgabe. Die Funktion dieser Gallerte liegt in ihrer Saugfähigkeit und in dem Umstand, daß durch sie alle Wände der Kammer benetzbar sind und einen Flüssigkeitstransport ermöglichen. Nimmt man einmal an, daß eine solche Gallerte auch in den Kammern von Ammoniten und Belemniten anzutreffen gewesen seien, können ohne weiteres Reste von ihr bei der Diagenese der Gehäuse erhalten bleiben. So sind die Innenoberflächen der Kammern dieser fossilen Cephalopoden sehr oft mit einem sehr feinen Kristallrasen von Calciumphosphat bedeckt. Dieser Umstand hat zu zahlreichen Fehlinterpretationen des Gehäuseaufbaus geführt (ausführliche Diskussion in BANDEL, 1982). Auch bei einer Pyrit-Füllung von Kammern ist oft festzustellen, daß sich ein schmaler Saum zuerst in den Kammerinnenwänden bildet. Dies ist sehr schön an unter- und mitteldevonischen Ammonoiten und Orthoceren aus dem Hunsrückschiefer und dem Wissenbacher Schiefer zu beobachten.

Die in den Kammern von *Nautilus* angetroffene Gallerte ist also einerseits als Flüssigkeits-Transportmedium im Leben der gekammerten Cephalopoden von Wichtigkeit, andererseits für das Verständnis der sich in der Regel im Feuchten vollziehenden Diagenese solcher Schalen nicht zu vernachlässigen.

Die Kammergallerte ist wohl auch verantwortlich für den Gewichtsunterschied von 5 % zwischen frisch entwässerter Schale und getrockneter Schale eines *Nautilus*, wie ihn DENTON & GILPIN-BROWN (1966) feststellten. WARD et al. (1977) konnten für diesen „unaccounted weight loss“ sogar 10 % des Gewichts feststellen.

7. Kallusbildung auf dem Adultseptum

Das letzte von einem ausgewachsenen *Nautilus* gebildete Septum kann oft einen unregelmäßigen Aufwuchs kristalliner Bildungen aufweisen (Taf. 7, Fig. 2). Hierbei sind knotige kristalline Gebilde als auch von dünnen Wänden umgebene Blasen anzutreffen. Es handelt sich hierbei um einen Kallus, wie er bei anderen Mollusken ebenfalls auftreten kann (BANDEL, 1982). Allerdings sind derartige unregelmäßige, blasenartige und knotige Aufwüchse nur bei solchen Formen anzutreffen, deren Mantelgewebe um den Ablagerungsraum der Aufwüchse herum mit der Schale verbunden ist. So etwas tritt bei Napfschnecken, etwa Patelliden, einigen Fissurelliden, Archaeogastropoden und auch Siphonariiden (Pulmonaten) auf. Hier ist es immer nur im Bereich über der Mantelhöhle und der Fußverankerung an der Schale anzutreffen. Bei Muscheln, deren Gewebe in der Mantellinie an die Schale angeheftet ist, sind ähnliche Kallusbildungen häufig. Besonders reichlich wurden sie bei Miesmuscheln (*Mytilus*) und hier besonders bei alten oder unter schwierigen Bedingungen lebenden Individuen beobachtet. Kallusbildungen treten jedoch auch bei vielen anderen Arten auf.

Die Kallusbildung von *Nautilus* bezeichnet somit sehr genau den Bereich der Wohnkammer, in dem der Mantel rundum der Schale angesetzt ist und der somit nicht von außen für Meereswasser zugänglich ist. Zudem bezeichnet die Bildung eines Kallus bei *Nautilus* das Erreichen der maximalen Körpergröße des Individuums. Neben der Septendrängung, die oft bei den letzten Kammern zu beobachten ist (WARD et al., 1980) wäre ein solcher Kallus möglicherweise auch ein guter Hinweis für das Erreichen der endgültigen Gehäusegröße bei ausgestorbenen Cephalopoden.

8. Lebende Exemplare von *Nautilus pompilius* LINNÉ im Aquarium

Als vorläufige Abrundung der Beobachtungen am rezenten *Nautilus* sollen hier anhangsweise einige Bemerkungen über zwei Exemplare von *Nautilus pompilius* LINNÉ im Troparium des Tierparks HAGENBECK in Hamburg mitgeteilt werden.

Der Leiter des Tropariums, Herr U. RICHTER, ermöglichte uns durch das bereitwillige Entgegenkommen der Tierparkleitung mehrere Besuche zu Meß- und Beobachtungszwecken und überließ uns etwas von den Tieren durch Bodenberührung selbst abgebrochene Schalensubstanz vom Gehäuse- rand zu REM-Untersuchungen.

Über die Ergebnisse dieser Untersuchungen und Beobachtungen soll später in anderem Zusammenhang eingehend berichtet werden.

Beide lebenden *Nautilus*-Individuen, deren Geschlecht derzeit nicht feststellbar ist, werden seit dem 16. Januar 1981 erfolgreich in einem See-Aquarium gehalten. Sie wurden zusammen von einer inzwischen nicht mehr existierenden Frankfurter Importgroßhandlung für Aquarientiere vom Tierpark HAGENBECK erworben. Die Frankfurter Tierhandlung hatte bereits 1980 ein Hamburger Aquariengeschäft mit zwei *Nautilus pompilius*-Exemplaren beliefert, das uns das in der vorliegenden Arbeit hauptsächlich untersuchte Exemplar sofort nach dem Absterben zu einem günstigen Preis überließ. Das gestorbene, noch im Geschäft mit Formol fixierte Tier wurde später in Alkohol gelagert, bevor das Gehäuse für die Präparation der Weichteile aufgesägt wurde.

Leider war bei beiden Lieferungen der Frankfurter Tierhandlung über das engere Herkunfts- beziehungsweise Fanggebiet keine nähere Angabe als „Indonesien oder Philippinen“ zu erhalten. Die Umgewöhnung der Tiere an das Leben im Aquarium sowie der Export nach Deutschland scheinen von Manila (Philippinen) ausgegangen zu sein.

Die Hälterung der beiden HAGENBECK-Exemplare erfolgt nach Auskunft von Herrn U. RICHTER in Meerwasser, das aus Trockensalz mit Leitungswasser bereitet und etwa alle drei Wochen zu einem Drittel gegen neues angesetztes Meerwasser ausgetauscht wird.

Das Aquariumwasser läuft dauernd über ein Filtersystem um, unter dessen offenem Wasserspiegel zur Vernichtung von Keimen ständig eine Ultraviolett-Lampe strahlt.

Die mit 70 × 60 × 34 cm kleinen Abmessungen des Aquariums bedingen durch die relativ geringe Kapazität einen sehr niedrigen Wasserdruck. Gegenüber dem normalen Aufenthalt der Tiere in rund 500–600 m Tiefe des Ozeans bedeutet dieses eine Verminderung des Druckes um ein Vielfaches. Vermutlich wirkt sich diese extreme Druckverminderung, der die Tiere dauernd ausgesetzt sind, stark auf die physiologischen Aktivitäten und Reaktionen aus, wie z. B. Bau von Schale und Septen, Leerpumpen der neugebauten Kammern, Stoffwechselsystem und Blutkreislauf.

Auch die zwischen 19° und über 20° C schwankenden Temperaturen des Aquariumwassers dürften eine extreme Abweichung nach oben vom Normal-Biotop darstellen.

Nach DE GRAAF (1982) ist es vor allem die erhöhte Wassertemperatur, die die Lebensdauer von *Nautilus pompilius* begrenzt. Immerhin wird die Rekordlebenszeit der Art im Aquarium Amsterdam von diesem Autoren mit 883

Tagen angegeben. Bei binnenländischen Aquarien, die nicht an eine Austauschleitung mit natürlichem Seewasser angeschlossen sind, scheint die konstante Erhaltung einer möglichst niedrigen Wassertemperatur größere technische Schwierigkeiten zu bereiten. Neben der durchschnittlich 25–28° C warmen Luft der unmittelbaren Umgebung des Aquariums (in einem Troparium!) bedingen neben geheizten Terrarien und Warmwasserbecken Wasserfiltration und die dabei nötige Durchlüftung mit Außenluft auch im Hamburger *Nautilus*-Aquarium einen tagesrhythmischen sowie einen saisonbedingten Anstieg der Wassertemperatur auf bis 21° C. Die für jeweils 12 Stunden eingeschaltete 40 W-Leuchtstoffröhre des Schaubeckens stellt dagegen nur eine geringe zusätzliche Wärmequelle dar. Sie wird zudem durch eine blaue Plexiglasscheibe in ihrer Einstrahlung stark gedämpft, auch, um die Tiere ruhiger zu halten.

Die Fütterung der Tiere erfolgt etwa nur ein Mal wöchentlich. Lebende Beutetiere werden nicht angenommen. Futtertiere sind Strandkrabben (*Carcinus maenas* L.) oder Sandgarnelen (*Crangon vulgaris* FABR.) der Nordsee, im Winterhalbjahr als Gefrierkost auch Tiefseegarnelen oder kleine ganze Süßwasserfische (z. B. Karauschen oder Gründlinge). Einige kleinere Schwimmgarnelen (*Leander* sp.) der Nordsee leben mit im Aquarium und tragen zur Reinhaltung des Sandes (Bodenbelag) von kleineren Nahrungspartikeln bei. Sie werden von den *Nautilus*-Tieren nicht verfolgt, die bei Eingabe des Futters jedoch intensiv reagieren. Die bei der Fütterung aus technischen Gründen ungedämpft einstrahlende Oberbeleuchtung im Aquarium scheint nicht im geringsten zu stören, sondern sogar anfänglich eine Signalwirkung auszuüben. Auch eingebrachte Gegenstände wie Reinigungs- oder Untersuchungs- und Meßgeräte rufen Interesse und aktive Bewegung sowie Betasten (und ?Schmecken) des Objekts mit den Tentakeln hervor.

Während eines Meßversuchs wurde starkes aktives Rückstoßschwimmen besonders eines *Nautilus* ausgelöst (wohl in enttäuschter Erwartung einer zusätzlichen Fütterung). Bei der Kürze des Schaubeckens kam es dabei zu mehrfachem starkem Anprallen an die Aquarienwände (etwa 6 × hintereinander), was jedoch die Schwimmaktivität des Tieres keineswegs dämpfte und offensichtlich von ihm nicht als Gefahr einer Gehäusebeschädigung registriert wurde.

Es muß hier besonders auf das größere der beiden lebenden Exemplare hingewiesen werden, das sein Gehäuse bisher um die Länge eines Viertel-Windungsumgangs weitergebaut hat. Die abweichende, gegenüber der „ozeanischen“ Schale weniger geordnete Anbauweise tritt deutlich durch die zahlreiche Einlagerung schwarzer organischer Lamellen im jüngsten „Aquarium“-Schalenteil in Erscheinung (vgl. Taf. 7, Fig. 3). Die rötlichbraune typische Farbbänderung auf dem *Nautilus*gehäuse über dem Phragmokon ist dagegen auf dem neuesten Schalenabschnitt nicht entwickelt. Nach Beobachtungsmittelteilung durch Herrn RICHTER ist auf den Gehäusen beider Tiere die noch deutliche Farbzeichnung seit dem Einsetzen in das Aquarium erheblich ausgebleichen. Auch das zweite, etwas kleinere Exemplar hat im Aquarium sein Gehäuse in derselben Weise weitergebaut. Derzeitig lassen sich über den Innenbau der Schale sowie über den Bau weiterer Kammern und den Aufbau der Septen selbst keine Beobachtungen anstellen. Eine mehrfache Röntgen-Durchleuchtung und -Fotographie, wie sie von P. WARD durchgeführt wurde (vgl. Kap. 5) muß hier verständlicherweise unterbleiben, da sie die Lebensdauer wahrscheinlich stark beeinträchtigen würde. Vom Leiter des Tropariums im Tierpark HAGENBECK wurden uns aber freundlicherweise im Falle des Absterbens die Tiere zu umfangreichen Untersuchungen zugesagt.

Einstweilen bleibt jedoch zu wünschen, daß die beiden „lebenden Fossilien“ noch für eine längere Zeit in ihrer Verhaltensweise beobachtet werden können*).

Resultate

1. Eine Verlagerung der Muskelfibern würde das Anheftungsgewebe nicht vorwandern lassen, sondern nur eine Verlagerung des Mantelepithels – der Palisadenzellen! Verlagerung der Gewebeanheftung erfolgt durch Kappen und erneute Sekretion von organischen Fasern durch die Palisadenzellen.
2. Die drüsigen – Fibern ausscheidenden – Palisadenzellen ähneln den Zellen des Pumpgewebes im Siphon sowohl hinsichtlich ihrer Gestalt als auch hinsichtlich des Kanalsystems in ihren Zwischenräumen und bezüglich ihrer Verwurzelung im Bindegewebe.
3. Jedes Siphonsegment trennt seine extrapalliale Flüssigkeit von der benachbarten Segmente.
4. Die das Pumpepithel durchziehenden Längskanäle sind über Adern in jedem Siphonsegment direkt mit der zentralen Vene verbunden.
5. Die Kammerflüssigkeit ist über die extrapalliale Flüssigkeit durch den porösen Siphonalbereich mit der innen benachbarten Pfeilerzone und einer saugfähigen Kammerwandgallerte mit dem Pumpepithel verbunden. Der Weg ist jedoch weit, und durch „decoupling“ werden entgegengesetzte Salzkonzentrationen erreicht.
6. Kammern können nicht wieder total geflutet werden, weil eine Gasblase verbleibt, wenn extrapalliale Flüssigkeit nachströmt.
7. Das Siphonalrohr kann durch einen organischen Pfropf vom Siphonalgewebe versiegelt werden. Dies ist aber die Ausnahme.
8. Die Existenz eines geordneten Siphonalrohr-Füllmaterials nur im Ausnahmefall legt die Annahme nahe, daß dem Siphon noch andere Funktionen über die als reines Pumporgan hinaus zukommen. Er dient wahrscheinlich auch als Sinnesorgan.
9. Dem Bau einer geschlossenen, die Kammern umhüllenden Schicht geht die Ausscheidung einzelner, das Siphonalrohr in seiner Lage fixierender organischer Fibrillen voraus, die auf der Septenoberfläche, wie direkt unterhalb des sich später bildenden Septenansatzes und prismatischer Kristallaufwüchse mit der Außenwand verbunden sind.
10. Die Kammerinnenwände sind von einer hochviskosen Flüssigkeit bedeckt. Diese Gallerte erfüllt die Aufgabe des langsamen Flüssigkeitstransportes entlang allen Wänden von der eigentlichen Kammerflüssigkeit zum Bereich der Porosität des Siphonalrohres. Während der Diagenese und der Austrocknung bleibt diese Gallerte oft erhalten, jedoch nicht in ursprünglicher Zusammensetzung und Form.

*) Während der Drucklegung war das größere Exemplar von *Nautilus pompilius* L. am 20. 6. 1983 im Troparium des Tierparks Hagenbeck eingegangen. Das kleinere Exemplar wurde am Morgen des 5. 9. 1983 tot im Aquarium vorgefunden. Beide Exemplare wurden von Herrn U. RICHTER umgehend zu weiteren Untersuchungen zur Verfügung gestellt. Herr Dr. H. TIEMANN übernahm freundlicherweise die sofortige Konservierung besonders der Weichkörper-Anteile im Zoologischen Institut der Universität Hamburg.

11. Ausgewachsene Exemplare von *Nautilus* bilden hinter der Eingeweidesack-Anheftung an die Schale oft einen Kallus, der das Ende des Gehäuseausbaues anzeigt.
12. Aquarientiere aus dem Hamburger Zoo HAGENBECK leben bereits 2 Jahre und bauten in der Zeit ca. eine viertel Gehäusewindung neu. *Nautilus* wird aber viel älter als Tintenfische, die, in der Regel, nur 1 Jahr leben.

Results

- A. To understand chamber formation in *Nautilus* several features have to be taken into consideration.
- 1.) The living tissue of a *Nautilus* is attached to the shell of the living chamber along two independent lines. The anterior one connects the attachment of the retractor muscles with each other, and the posterior one lies just before the end of the last formed septum to the walls.
 - 2.) The epithelium responsible for tissue attachment to the shell consists of specialized palisade-like cells which are quite similar in shape and composition to the cells of the pumping epithelium. As in the later lumina are present between individual cells through which body liquid is pumped and rapidly supports cells with materials and energy needed for secretion. The base of each palisade-cell is attached with a "root system" to the underlying connective tissue. Like cells of the pumping epithelium palisade-like cells are differentiated mantle cells.
 - 3.) The actual attachment between shell and soft body consists of organic threads which are continuous into the palisade cells and are secreted by them. These threads are glued to the shell surface and may here be firmly attached by mineral growth (always prismatic-aragonitic). They are shell material and not living tissue. As in other molluscs, there is no direct attachment of mantle tissue to the shell.
 - 4.) When attachment to the shell, regardless whether below a muscle or at another part of the mantle, has to be relocated, the palisade-like mantle cells can rapidly cut connection to the organic threads by encymatic dissolution and can just as rapidly reattach at a new locality by thread secretion.
 - 5.) Since two independent lines of attachment are present in the soft tissue of *Nautilus*, detachment of the line related to the retractor muscles can occur at a different time of chamber formation than detachment of the line just anterior to the septum. Body tissue, thus, can be solidly fixed to the shell when one of the two connection has become detached from it.
 - 6.) Organic fibres are the first secreted shell components anchoring the new siphuncular tube to its location before a septum could form.
 - 7.) Mantle cells are those cells that have formed in the shell gland of the embryo during early ontogenesis, and afterwards have spread over the visceral mass. They come in three functional modifications, as "muscle" mantle in front of the periostracum mantle, and as "mineral shell" mantle behind the gland zone of the periostracum mantle Palisade-like cells of the attachment epithelium as well as pumping cells in the siphuncle are modified "mineral-shell" mantle cells.
 - 8.) The septa grow in thickness until the visceral mass is withdrawn due to the formation of a new chamber. The siphuncular tube, in contrast is not increased in thickness when completed. The last formed septa secreted by the adult animal often are covered by irregular callus deposits behind the

posterior line of mantle attachment, similar to what old aged bivalves and gastropods with similar shell-tissue attachment demonstrate.

- 9.) Aquarium animals that lived over 2 years in the HAGENBECK Zoo demonstrate that phragmocone and conch growth continue in animals older than two years (the age of the animals before placed in the aquarium is not known). This separates *Nautilus* from most other living cephalopods, which, in those cases that were studied, have only one year to live.
- B. To understand the function of the siphuncle several points have to be stated.
- 1.) Each segment of the siphuncular tube from septal neck to porous zone holds a segment of the living siphuncle, separated from its neighbour.
 - 2.) This separation consists of own blood connections serving each segment between channels in the pumping layer and connecting it to the central blood vessel of the siphon. Individual areas of extrapallial liquid around each segment are kept separated from those of neighbouring segments by close contact of the siphon with the tube attachment-ridge in each septal neck.
 - 3.) The siphuncular tube, in rare cases, can be plugged by orderly deposited solid material. Animals with such a plug have obviously survived for a long time, demonstrating that life is possible with a shut-off posterior siphuncle.
 - 4.) The existence of the plug of the siphuncle in some cases indicates that the siphuncle has other functions besides chamber emptying. One of these is probably connected to depth sensing between gas filled chambers, tension on the outer walls and living siphuncle.
 - 5.) The connection between living siphuncle and interior of the chamber is basically restricted to the porous zone of the tube and the pillar zone besides it. Contact to the chamber liquid is through a mineral whick on the siphuncular tube and a mucus whick covering all walls of the chamber.
 - 6.) After a chamber has been emptied from liquid it can not be completely flooded again because there will always be a remnant bubble of gas remaining.
 - 7.) The plug of the siphuncular tube, attachment fibres of the early layers of the siphuncular tube, the mucus lining of the chamber walls and the relict bubble in refilled chambers are features which can be traced in fossil cephalopods and help in their functional interpretation. In fossils they are usually altered regarding their fabric due to diagenesis.

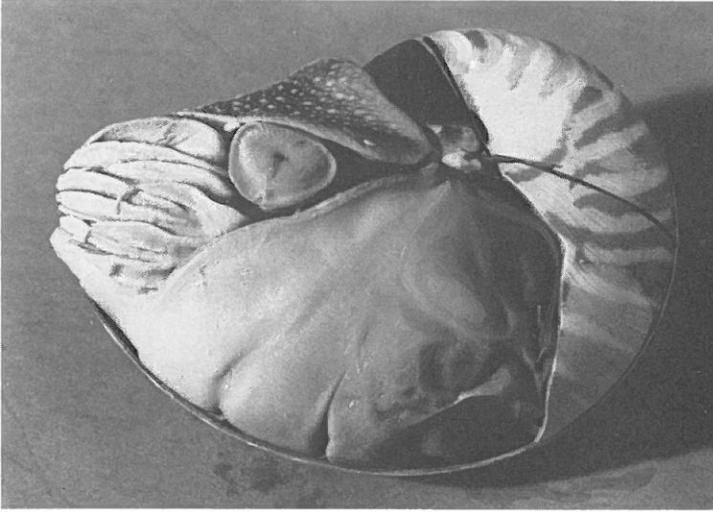
Zitierte Literatur

- APPELLÖF, A. (1893): Die Schalen von *Sepia*, *Spirula* und *Nautilus*. Studien über den Bau und das Wachstum. – Kongl. Svensk. Vetensk. Akad. Handl. 25 (7): 1–106.
- BANDEL, K. (1981): The structure and formation of the siphuncular tube of *Quenstedtocras* compared with that of *Nautilus* (Cephalopoda). – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., 161 (2): 153–171.
- K. (1982): Morphologie und Bildung der frühontogenetischen Gehäuse bei conchiferen Mollusken. – Facies, 7: 1–198, 22 Taf., 109 Abb., 6 Tab., Erlangen.
- BANDEL, K. & BOLETZKY, S. v. (1979): A comparative study of the structure, development and morphological relationships of chambered cephalopod shells. – The Veliger, 21: 313–354, 99 Abb., Berkeley.

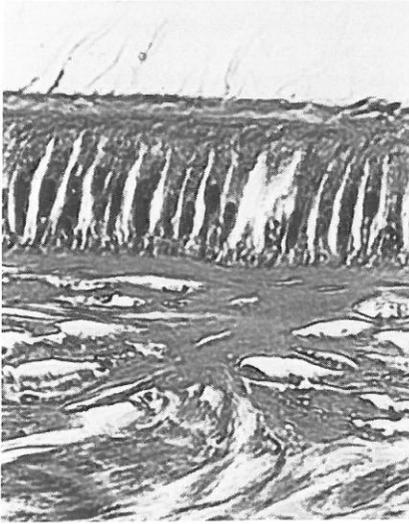
- BANDEL, K., ENGESER, T. & REITNER, J. (1983): Morphologie und Bildung der frühontogenetischen Schale bei *Hibolites* (Belemniten: Cephalopoda). – N. Jb. Geol. Paläont. Abh. (im Druck).
- BLIND, W. (1976): Die ontogenetische Entwicklung von *Nautilus pompilius* (LINNE). – Palaeontographica, Abt. A, 153: 117–160, Stuttgart.
- (1980): Über Anlage und Ausformung von Cephalopoden-Septen. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., 160 (2): 217–240, 15 Abb., Stuttgart.
- DENTON, E. J. (1974): On buoyancy and the lives of modern and fossil cephalopods. – Proc. Roy. Soc. London B, 185: 273–299, London.
- DENTON, E. J. & GILPIN-BROWN, J. B. (1966): On the buoyancy of the pearly *Nautilus*. – J. Mar. Biol. Assoc. (U.K.), 46: 723–759.
- FUKUDA, Y., TANABE, K. & OBATA, I. (1981): Histology of the siphuncular epithelium of *Nautilus pompilius* and its functional significance. – Fossil Club Bull. 14: 29–40 (Japanisch).
- GRAAF, F. DE (1981): *Nautilus pompilius* in captivity. – Vie marine, 1981, 3: 81–84.
- GREENWALD, L., WARD, P. D. & GREENWALD, O. E. (1980): Cameral liquid transport and buoyancy control in chambered *Nautilus* (*Nautilus macromphalus*). – Nature 286 (5768): 55–56.
- GREENWALD, L., COOK, C. B. & WARD, P. D. (1982): The structure of the chambered *Nautilus* (*Nautilus macromphalus*) siphuncle: The siphuncular epithelium. – J. Morphology 172 (1): 5–22.
- HALLER, B. (1895): Beiträge zur Kenntnis der Morphologie von *Nautilus pompilius*. – Denkschr. Med. Naturw. Ges., Jena 8: 184–204, Taf. 11–12.
- HUBENDICK, B. (1958): On the molluscan adhesive epithelium. – Ark. Zool., Vol. II: 31–36.
- JECOLN (Japanese Expert Consultation on Living *Nautilus*) (1980): *Nautilus macromphalus* in captivity. – Tokai University Press: 1–80; Tokyo.
- JORDAN, R. (1968): Zur Anatomie mesozoischer Ammoniten nach den Strukturelementen der Gehäuse-Innenwand. – Beih. geol. Jb., 77: 1–64, 10 Taf., 26 Abb., Hannover.
- LEHMANN, U. (1976): Ammoniten – Ihr Leben und ihre Umwelt. – 1–171, 143 Abb.; Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart.
- MUTVEI, H. (1957): On the relation of the principal muscles to the shell in *Nautilus* and some fossil nautiloids. – Ark. Min. o. Geol. 2 (10): 219–254, 20 Taf., Stockholm.
- (1972): Ultrastructural studies on cephalopod shells. Part 1. The septa and siphonal tube in *Nautilus*. – Bull. Geol. Inst. Univ. Uppsala. N.S., 3 (8): 237–261.
- NAKAHARA, H. & BEVELANDER, G. (1970): An electron microscope study of the muscle attachment in the mollusc *Pinctada radiata*. – Texas Rep. Biol. Med. 28: 279–286.
- OWEN, (1832): Memoir on the Pearly Nautilus. – London.
- RISTEDT, H. (1971): Zum Bau der Orthoceriden Cephalopoden. – Palaeontographica, Abt. A, 137: 155–195, Taf. 28–42, 7 Abb., Stuttgart.
- SEILACHER, A. (1975): Mechanische Simulation und funktionelle Evolution des Ammoniten-Septums. – Paläont. Z., 49 (3): 268–286.
- TOMPA, A. S. & WATABE (1976): Ultrastructural Investigation of the Mechanism of Muscle Attachment to Gastropod Shell. – J. Morph. 149.
- WARD, P. D., GREENWALD, L. & GREENWALD, O. E. (1980): The buoyancy of the chambered *Nautilus*. – Sci. Amer. 243: 190–203.
- WARD, P. D., STONE, R., WESTERMANN, G. & MARTIN, A. (1977): Notes on animal weight, cameral fluid, swimming speed and color polymorphism of the cephalopod *Nautilus pompilius* in the Fiji Islands. – Paleobiology 3: 377–388.
- WILLEY, A. (1902): Contribution to the natural history of the pearly *Nautilus*. – In: Zoological Results Part VI: 691–830, Cambridge Univ. Press London.

Tafel 1

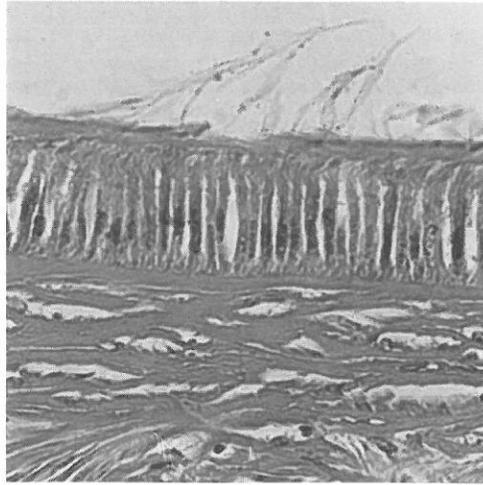
- 1 Übersicht über das untersuchte Tier, nachdem die Wohnkammerwand entfernt wurde. Der Sinus der Körperansatzlinie zwischen den Retraktormuskeln scheidet den muskulösen vorderen Mantel vom dünnen, transparenten hinteren Mantel (Eingeweidesackhülle).
View of the studied animal after removal of the wall of the living chamber. The sinus line of the tissue attachment between the retractor muscles differentiates a muscular anterior mantle and a thin transparent posterior mantle (Cover of the visceral mass). 800 ×.
- 2 Histologischer Schnitt durch das Mantelgewebe (oben), welches auf dem Bindegewebe lagert, an dem die Muskelfasern des Retraktormuskelbündels angesetzt sind. 800 ×.
Histological section through the tissue of the mantle (above) lying on top of the connective tissue (centre) to which the fibres of the retractor muscle are attached. 800 ×.
- 3 Wie 2 und 4 zeigt der histologische Schnitt die Lagerungsverhältnisse von unten nach oben: Muskelfasern des Retraktors, Bindegewebe des Muskelansatzes unten und der Palisadenzellenaufgabe oben, in Palisadengewebe umgewandelte und auf ihnen vorkommende und mit ihnen verbundene organische Fasern des Schalenansatzes. 140 ×.
Overall view of retractor muscle attached to the connective tissue and palisade cell layer (attachment tissue) resting on it. 140 ×.
- 4 Wie 2 zeigen die Palisadenzellen des Mantels ihren faserigen Ansatz an das Bindegewebe, Durchgänge für Blut zwischen den gestreckten Zellen und die Verbindung zwischen Zelle und organischen Fasern, die den Ansatz an die Schale bilden. 650 ×.
As fig. 2, the palisade cells of the mantle at their base are attached to the connective tissue. Body liquid can pass through spaces between the cells of the mantle. Organic fibres forming the attachment of the tissue to the shell are continuing into the shell. 650 ×.



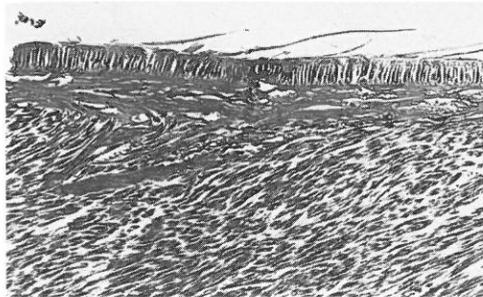
1



2



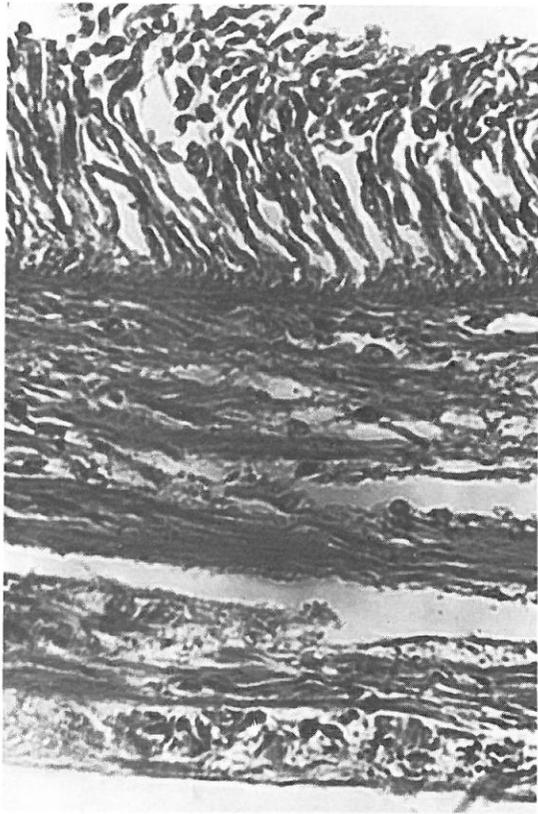
4



3

Taf. 2

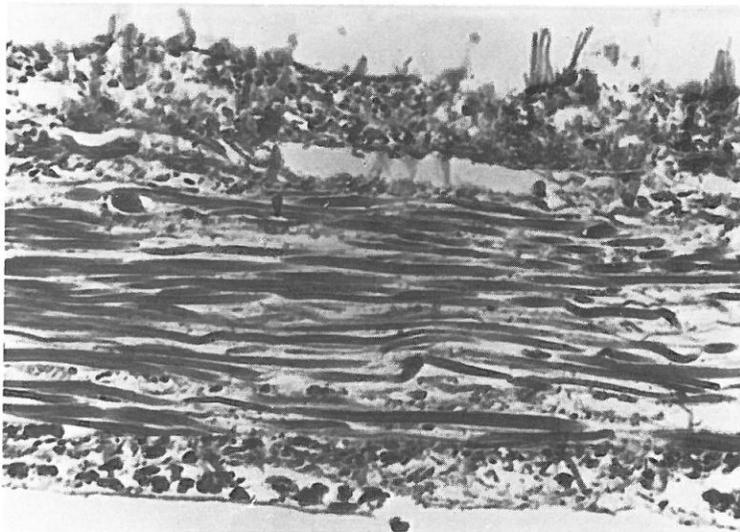
- 1 Histologischer Schnitt durch den Bereich der Anheftungszone zwischen den Muskelsträngen. Die Zellen des Palisadengewebes (oben) sind hier schlanker und lockerer ausgebildet, sitzen aber ebenfalls einer Bindegewebsschicht auf. 800 ×.
Section through the cover of the visceral mass in the area of tissue attachment between the muscles shows palisade cells with more slender shape and less dense arrangement than those below muscles. The palisade cells are also attached to connective tissue (centre). 800 ×.
- 2 Schnitt durch den dünnen, durchsichtigen Eingeweidesack. Die Mantelzellen (links) überlagern von wenigen Muskelfasern durchzogenes Epithel. 650 ×.
Section through the thin transparent visceral mass outside of tissue attachment to the shell. Cells of the thin mantle (at the left) are underlain by a layer containing few muscle fibres. 650 ×.
- 3 Schnitt durch den kräftigen, pigmentierten Muskelmantelbereich vor der Anheftung an die Schale. Die Mantelzellen (oben) sind von Muskelfibrillen-reichen Schichten unterlagert (Mitte). 320 ×.
Sections of the strongly pigmented „muscle mantle“ anterior of the shell attachment. The outer mantle cells are underlain by a layer rich in muscle fibres (centre). 320 ×.



1



2

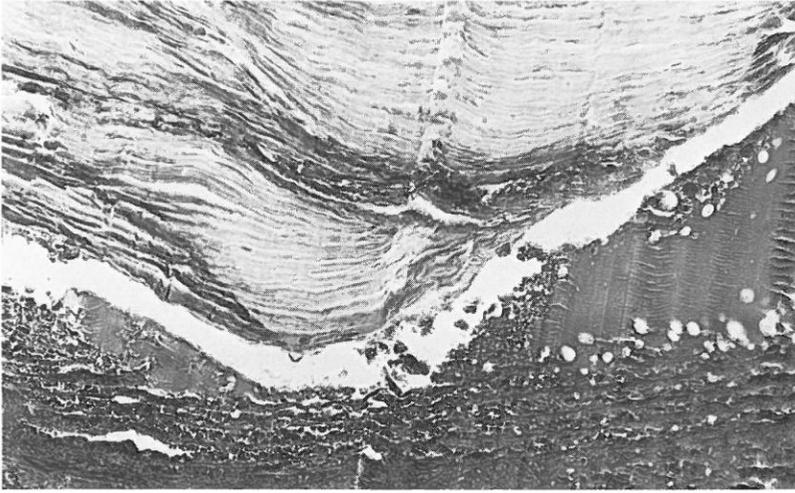


3

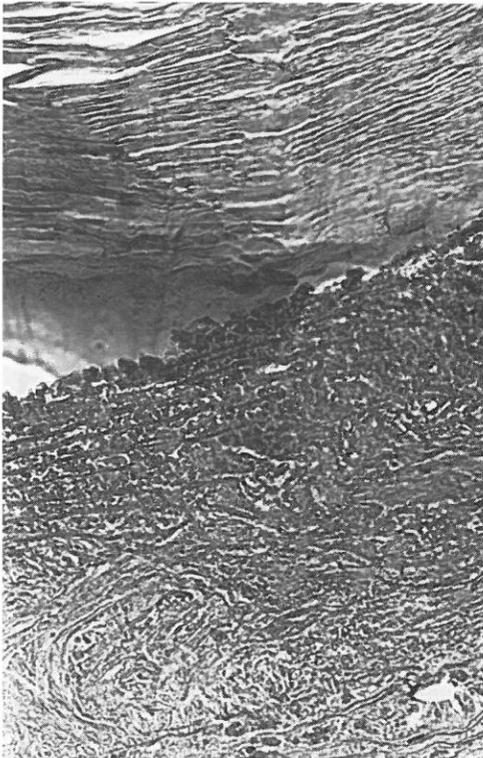
Tafel 3

- 1 Der Mantel des Siphos mit seinen Zellen des Pumpepithels liegt im Bereich der Siphonalrohranheftung im Septenkragen dicht an, ist daneben durch eine Schicht extrapallialer Flüssigkeit abgepolstert. Die mineralisierte Siphon-Anheftung und das Septum wurden vor dem Schnitt entkalkt. 220 ×.
The mantle cover of the siphuncle with its pumping epithelium in contact to the attachment ridge of the siphuncular tube resting on the septal neck of the septum (both decalcified). 220 ×.
- 2 Der Schnitt zeigt, wie 1, daß das Siphogewebe im Septenkragen dem Siphonalrohr direkt anliegt, ihm hier vielleicht auch angeheftet ist. 550 ×.
In the contact of siphuncular tissue to the siphuncular tube constrictions in the septal neck, mantle cells of the siphuncle could either form a loose attachment to the tube wall, but are, at least, in contact to them. 550 ×.
- 3 Siphon, längs geschnitten, zeigt das Pumpepithel einmal parallel zu der Zell-Längsachse geschnitten (oben) und einmal vertikal hierzu (unten). Die Mantelzellen sind am Bindegewebe befestigt, das nach innen an das große zentrale Blutgefäß stößt, welches mit Blutkörperchen gefüllt ist. 220 ×.
Siphuncle cut vertically to long axis in the upper part of the figure parallel to its surface in the lower part of the figure. Thus the pumping epithelium resting on the connective tissue is cut parallel to cell axis (above) and vertically to it (below). The central blood vessel is filled with blood cells. 220 ×.

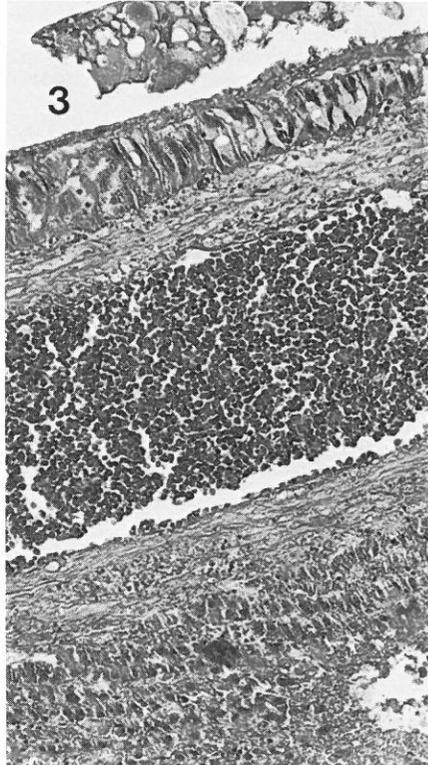
1



2



3



Tafel 4

- 1 Der Schnitt geht oben durch die Zellen des Pumpepithels, vertikal zur Längsachse und unten durch das Bindegewebe. Blutgefäße im Bindegewebe setzen sich in den schmalen Blutkanälen im Pumpepithel fort. Die Blutkörperchen sind an ihrer schwarzen runden Form erkennbar. 550 ×.

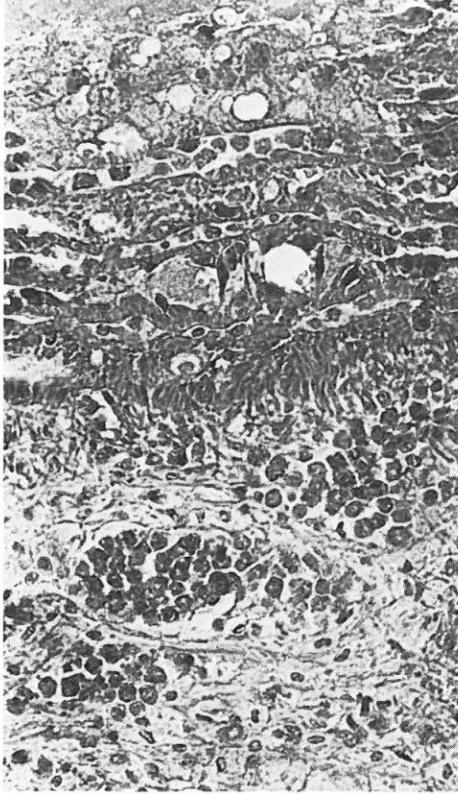
In this section, the cells of the pumping epithelium are cut vertically to their long axis in the upper part and the connective tissue layer is cut in the lower part. Larger blood veins in the connective tissue connect to narrow veins in the mantle layer. Blood cells are visible in both as black round bodies. 550 ×.

- 2 Jeder Siphonabschnitt ist durch eigene Blutgefäße mit der zentralen Versorgungsader verbunden. Im Schnitt ist die Abzweigung einer Nebenader sichtbar. Dadurch ist jeder Siphonabschnitt, der von Septenkragen zu Septenkragen reicht, in seiner Blutversorgung unabhängig von benachbarten Segmenten der Zentralader angeschlossen. 220 ×.

Each segment of the siphuncle has its own connection of blood vessels to the central vein. The section shows the branching off of a minor vein from the central one, connecting mantle veinlets with the central blood system of the siphon. 220 ×.

- 3 Die Mantelzellen des Siphons sind parallel zur Siphonlängsachse ausgerichtet. Feine Blutkanäle verlaufen zwischen den Reihen der Pumpzellen und ermöglichen so einen raschen Austausch der Körperflüssigkeit. 160 ×.

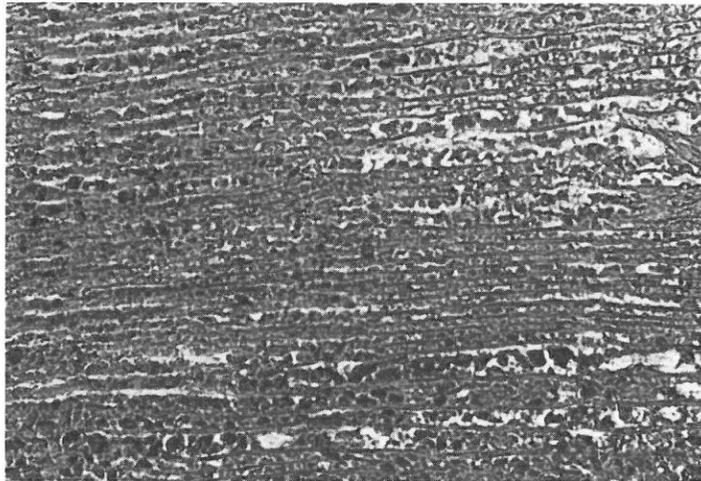
Mantle cells of the siphuncle are arranged in well ordered rows with narrow blood canals between them. Thus, rapid body liquid exchange is warranted in this pumping epithelium. 160 ×.



1



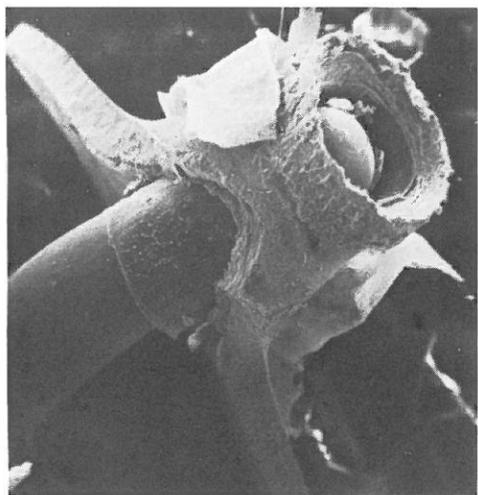
2



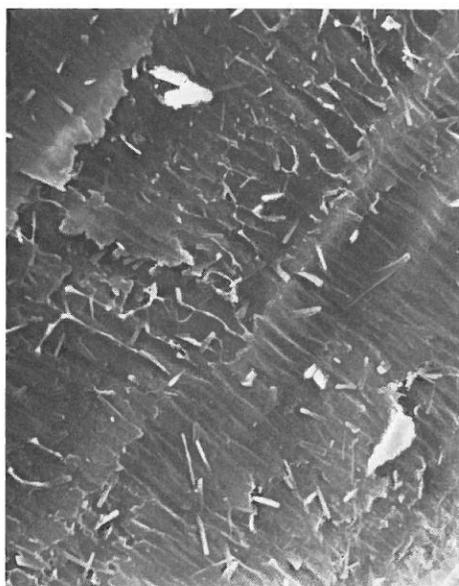
3

Tafel 5

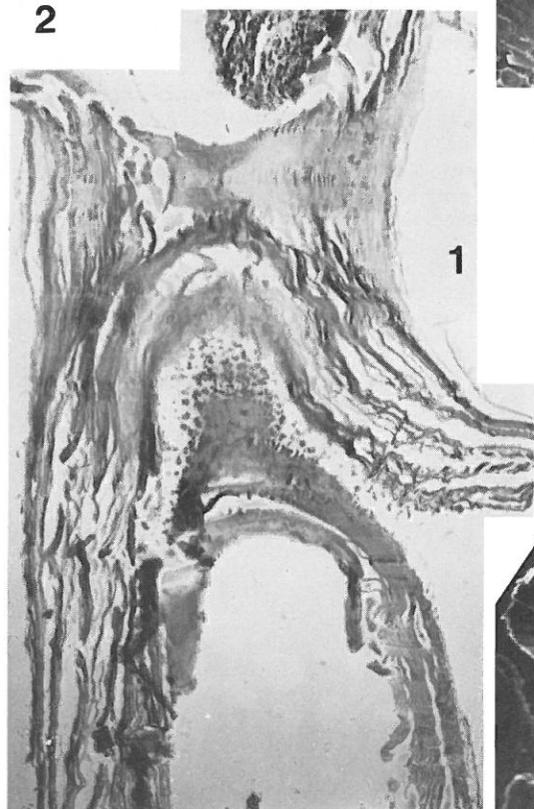
- 1 Entkalktes Siphonalrohr im Ansatz und Einsatz des Siphonalrohres im Septenkragen geschnitten. Die organischen Schichten der Perlmutter verlaufen von links nach rechts. In sie eingefügt ist die Pfeilerzone des Raumes, aus dem Flüssigkeit aus der Kammer gepumpt wird (Zentrum). Diese Zone liegt dem Siphonalrohr (unten rechts und links Mitte) innen auf. 55 ×.
The decalcified siphuncular tube, cut almost parallel to its longitudinal axis demonstrates layers of the septum nacre and remnants of the pillars of the porous decoupling zone (centre) between layers of the siphuncular tube (right and centre lower part of picture). 55 ×.
- 2 Das räumliche Bild eines aufgebrochenen Septenkragens mit dem Siphonalrohr zeigt einen ähnlichen Ausschnitt wie der Schnitt in Fig. 1. Hier ist das Siphonalrohr massiv geschlossen durch einen organischen Pfropf mit regelmäßig gerundetem Ende. 23 ×.
The scanning picture shows a similar fracture of the septal neck-siphuncular tube as in section 1. But here the siphuncle is closed with an organic, solid plug. 23 ×.
- 3 Die Oberfläche des Siphon-Pfropfes zeigt Linien der austreichenden organischen Lamellen, die ihn zusammensetzen, und vereinzelte Aragonit-Nadeln. 850 ×.
The surface of the siphuncle plug demonstrates composition of organic layers, with some aragonitic needles present in them near surface. 850 ×.
- 4 Der organische Pfropf des Siphos ist festes, solides Schalenmaterial, welches in uhr-glasförmigen Anlagerungen aufeinandergefügt wurde, wie der Querbruch zeigt.
The organic plug of the siphuncular tube is a very solid material which in cross fracture shows watch glass-like structure of organic deposits. 850 ×.



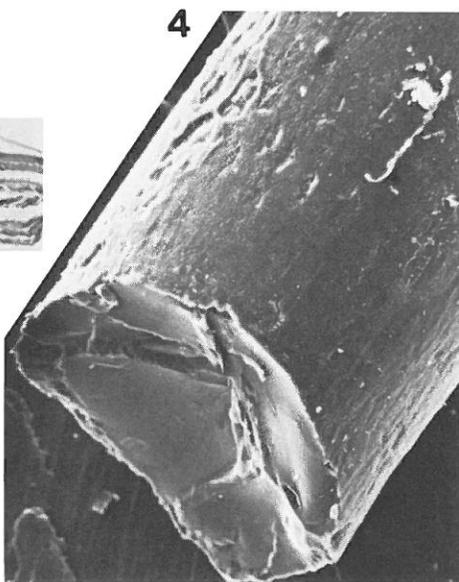
2



3



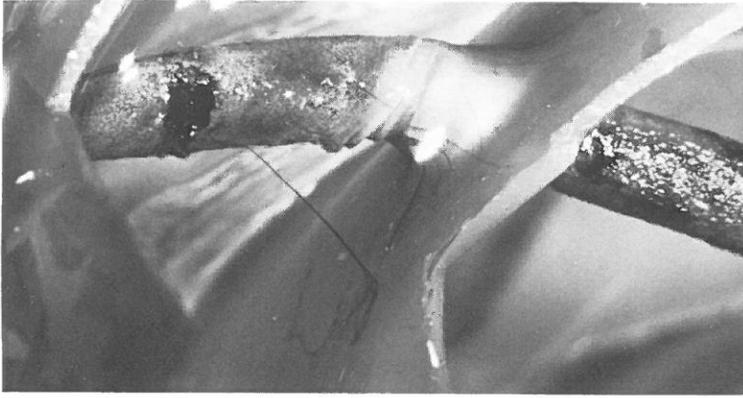
1



4

Tafel 6

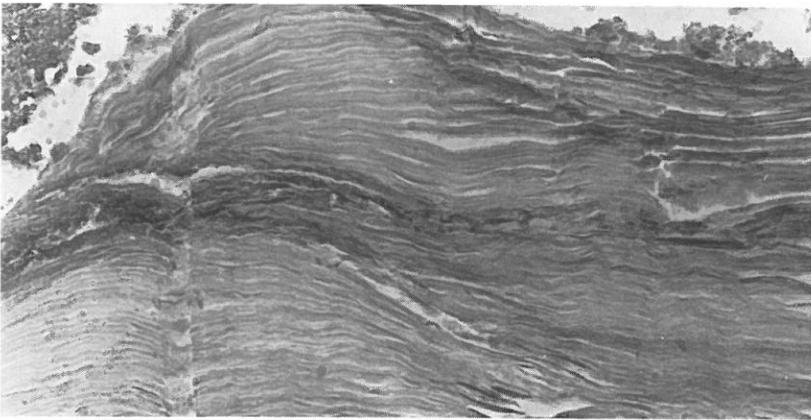
- 1 Frisch geöffnete Kammern mit Siphon und Fasern der ersten Verspannung. Die glänzende Auflage besteht aus einem festen Schleim, der die gesamte Kammerinnenwand umkleidet. 18 ×.
Freshly opened chamber with siphuncular tube and threads of its first attachment. The shiny cover of the whole inner wall of the chamber consists of a solid mucus layer. 18 ×.
- 2 Entkalktes Septum (Septenkragen) unten; mit darauf liegender Pfeilerzone und den organischen Schichten des Siphonalrohrendes und seine Endanheftung im Siphonalkrageninnenraum. 220 ×.
Decalcified septum with septal neck (below) with pillar zone above (upper centre) and the organic layers of the siphuncular tube with their final attachment to the septal neck (upper right). 220 ×.
- 3 Entkalkter Septenrand in der Umbiegung in den Septenkragen. Deutlich zeigt sich hier, daß das Septum noch weiter verdickt wurde, als das Siphonalrohr bereits sekretiert war. Somit klingen die organischen Zwischenlagen der Perlmutterlamellen nach links aus. 260 ×.
Decalcified septum with its turn into the septal neck. Organic layers clearly show that the septum continued in growing in thickness when the siphuncular tube had already been totally secreted. Organic layers thus end at the left. 260 ×.



1



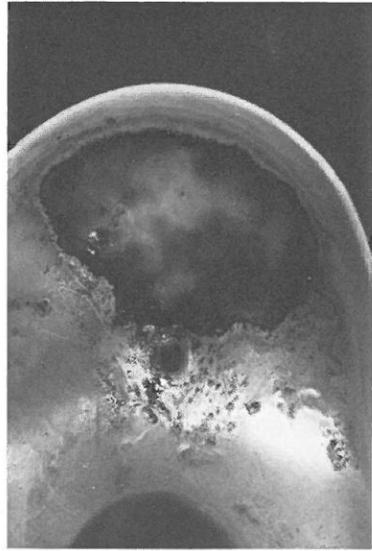
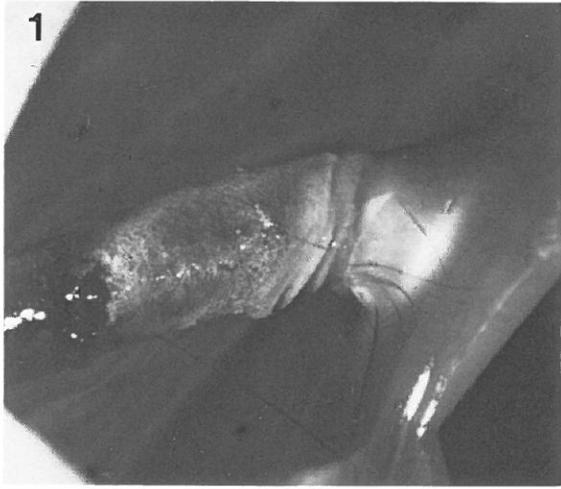
2



3

Tafel 7

- 1 Etwas gedrehter Teilausschnitt aus Abb. 1, Taf. 6, (Erläuterung siehe dort). 20 ×.
Detail of slightly turned specimen as shown in fig. 1, plate 6 (for explanation). 20 ×.
- 2 Kallus-Bildung auf der Oberfläche des letzten Septums eines anderen, adulten Exemplares von *Nautilus pompilius* LINNÉ. Wohnkammerschale weitgehend entfernt. 2 ×.
Secreted callus on surface of last septum of another adult specimen of *Nautilus pompilius* LINNÉ. Shell of living chamber mostly removed. 2 ×.
- 3 Eines der beiden im Aquarium des TIERPARKS HAGENBECK/Hamburg lebenden Exemplare von *Nautilus pompilius* LINNÉ. Deutlich ist der während der Hälterung (zum Aufnahmezeitpunkt ca. 40 Wochen) weitergebaute Wohnkammerteil an den schwarzen Einlagerungen in die Schalenlamellen zu erkennen. (Aufn. U. RICHTER).
One of the two aquarium living specimen of *Nautilus pompilius* LINNÉ in the TIERPARK HAGENBECK/Hamburg. The part of the shell of the living chamber that was secreted during the (then) about 40 weeks of captivity can clearly be identified by the black intercalations of growth layers. (phot. U. RICHTER).



3

2



