

Die Embryonalentwicklung von *Hibolithes* (Belemnitida, Cephalopoda)

Embryonic Development of *Hibolithes* (Belemnitida, Cephalopoda)

Von

Klaus Bandel, Erlangen, Theo Engeser und Joachim Reitner, Tübingen

Mit 29 Abbildungen im Text

BANDEL, K., ENGESER, T. & REITNER, J. (1984): Die Embryonalentwicklung von *Hibolithes* (Belemnitida, Cephalopoda). [Embryonic Development of *Hibolithes* (Belemnitida, Cephalopoda).] N. Jb. Geol. Paläont. Abh., 167: 275—303; Stuttgart.

Abstract: A study of unaltered mineral shell layers, the reconstruction of the organic layers and a comparison with the embryonic shells of other shell-bearing cephalopods indicate that the young *Hibolithes* hatching from the egg was a miniature adult. In contrast to other known siphunculate cephalopods a siphuncle was not yet developed at this stage, so that the first chamber was emptied by the tissue of the posterior visceral mass.

Key words: Belemnitoidea, Middle Jurassic, shell, ultrastructure, ontogeny (embryonic shell, juvenile shell), biologic evolution, reconstruction; Northeastern Polish Plain (Lukow).

Zusammenfassung: Der Entwicklungsverlauf eines *Hibolithes* bis zum Schlüpfen und während der Jugend wurde rekonstruiert. Dies wurde durch die Analyse der unveränderten mineralischen Schichten sowie die Wiederherstellung der organischen Lagen ermöglicht und im Vergleich zu Embryonalgehäusen lebender schalentragender Cephalopoden und der fossilen Ammoniten gedeutet. Der Schlüpfling ähnelt einem erwachsenen Tier, hatte allerdings noch keinen Siphon entwickelt, sondern pumpte die erste Kammer über ein organisches Septum mit dem Gewebe des rückwärtigen Eingeweidesackes leer. Erst während des freien Jugendlebens wurde ein Siphon differenziert.

1. Einleitung

Mitteljurassische Konkretionen aus Litauen lieferten zahlreiche, in Originalstruktur erhaltene Molluskenreste. Sie entsprechen den glazialtransportierten *Quenstedtoceras*-Knollen von Lukow (Polen). Während über das litauische Material bisher keine Publikationen existieren, beschrieben MAKOWSKI (1952), KULICKI (1979) und BANDEL (1981, 1982) aus den Kon-

ktionen von Lukow Cephalopoden, deren Schalen diagenetisch nahezu unverändert sind. Verglichen mit den recht häufigen Ammoniten sind coleoide Cephalopoden relativ selten (vgl. auch MAKOWSKI, 1952).

Ein *Hibolithes* sp. aus einer solchen Konkretion wurde entlang der Ventralfurche aufgespalten und brach dabei fast in der Symmetrieebene auf. Der im Inneren enthaltene Phragmokon mit Anfangskammer war nicht aufgefüllt. Die Schalenstrukturen, sowohl die aragonitischen wie auch die kalzitischen Schalenelemente sind im wesentlichen unverändert, während bei der Diagenese organische Substanzen verschwunden sind und einige Fremdminerale wie Pyrit- und Mg-Kalzitkristalle sowie apatitische Krusten neu gebildet wurden. In der Literatur findet man sehr unterschiedliche Vorstellungen über die Embryogenese, die ontogenetische Entwicklung und die Schalenstruktur bei Belemniten (Abb. 23—29). So gibt es zwei fundamental unterschiedliche Meinungen über die Schlüpfweise bei Belemniten. In der einen wird von der Vorstellung ausgegangen, daß sie wie rezente Tintenfische als Miniaturadulte schlüpfen (QUENSTEDT, 1849; PRELL, 1921; NAEF, 1921—1928, 1922; u. a.). Die andere Meinung besagt, daß eine oder mehrere Larvalphasen zwischen Embryo und Adultus eingeschaltet waren (MÜLLER-STOLL, 1936; HANAI, 1952; JELETZKY, 1966; BARSKOV, 1972; 1973; DAUPHIN, 1982). Für den hier vorgestellten, fast wie Rezentmaterial erhaltenen *Hibolithes*, ließen sich diese Fragen beantworten. Das Ergebnis stützt die aus dem Vergleich mit rezenten Tintenfischen gewonnenen Vorstellungen NAEFS.

2. Beschreibung

Das Objekt (REM Nr. 5226) ist unter der Nr. Geol. Paläont. Inst. Tübingen Ce 1599 hinterlegt.

2.1 Erste Kammer (Anfangskammer)

2.1.1 Schalenbau

Die annähernd kugelige Anfangskammer wird in aperturaler Richtung vom konvexen zweiten Septum (erstes mineralisches Septum) begrenzt. Zur Kugel ergänzt, wäre die Längsachse geringfügig länger als die Querachse. Die Breite der Querachse beträgt etwa 0,44 mm. Die Längsachse ist zum Apex hin ventral gekippt, so daß die dorsale Seite länger ist als die ventrale (Abb. 1).

Die Kammerwand besteht aus vier Schichten:

- a) Eine nahezu gleichmäßig dicke innere mineralisierte Schicht.
- b) Eine organische Zwischenschicht (jetzt Hohlraum).
- c) Eine unterschiedlich dicke äußere mineralisierte Schicht, die in das aragonitische Primordialrostrum übergeht.
- d) Eine äußere organische Schicht (jetzt Hohlraum), die in das ebenfalls als Hohlraum erhaltene organische Primordialrostrum übergeht.

Die innere mineralisierte Schicht ist etwa $2\ \mu\text{m}$ dick. Sie besteht aus nadeligen Aragonitkristallen, die ihrerseits aus kleinen kissenartigen Grundelementen aufgebaut sind (BANDEL, 1977). Die Kristalle sind vertikal zur Wuchsoberfläche ausgerichtet. Es gibt zwei Bereiche, in denen sich die ansonsten gleichmäßige Dicke ändert: im Bereich der Gewebeansatzstelle (Abb. 18) und im Bereich der Apertur, wo die Schicht vollständig ausklingt (Abb. 10).

Die mittlere, zwischen den beiden mineralisierten Lagen befindliche Schicht bestand aus organischem Material, in welches von beiden Seiten einzelne Kristallite eingedrungen sind (Abb. 10). Die ursprüngliche Schicht war etwa $1\ \mu\text{m}$ dick und liegt nun als Hohlraum vor. Sie setzt sich über die erste Kammer fort (Abb. 10) und ist nur im Bereich der Gewebeansatzstelle mineralisiert (Abb. 18).

Die äußere mineralisierte Schicht ähnelt in ihrem Aufbau der inneren Schicht. Ihre Dicke ist sehr variabel, beträgt jedoch mindestens das Doppelte der inneren Schicht. Apikal geht sie in das Primordialrostrum über (Abb. 4), apertural verdickt sie sich und setzt sich über die Apertur hin fort (Abb. 10). Ihre Bauelemente sind feine, gleich dicke Aragonitprismen.

Die äußere organische Schicht ist nach außen hin scharf begrenzt, von innen dringen einzelne Kristallite in sie ein. Sie ist unterschiedlich mächtig, mindestens jedoch $1\ \mu\text{m}$ dick. Apikal bildet sie einen Teil des Primordialrostrums (Abb. 1, 3, 14).

2.1.2 Primordialrostrum

Das Primordialrostrum hat die Form eines Konus, der etwa doppelt so breit wie hoch ist. Die Flanken sind gerade bis schwach konkav, der Apex ist unregelmäßig. Das Rostrum besteht aus zwei Abschnitten: einem unteren, aragonitischen und einem oberen, organischen Teil (Abb. 1, 4). Der aragonitische Anteil setzt sich aus einzelnen Schichten zusammen, die zum Rand hin auskeilen und in die äußere mineralisierte Schicht übergehen (Abb. 4). Am Apex treten Unterbrechungen in der regelmäßigen Schichtung auf. Hier sprossen halbsphärolitische Gebilde (Abb. 4). Der obere Teil bestand aus rein organischem Material und setzt sich in die äußere organische Schicht hinein fort (Abb. 4). Die Oberfläche dieses äußeren Teils des Primordialrostrums ist glatt und von unregelmäßig knotiger Gestalt.

2.1.3 Die Innenoberfläche der Anfangskammer

Die Innenoberfläche der Anfangskammer ist teilweise von einer dünnen apatitischen Schicht ausgekleidet (Abb. 16, 18, 19). Diese ist oft zerrissen, erscheint verfaltet und ganz oder teilweise von der inneren Aragonitschicht abgelöst (Abb. 19). Auf der Dorsalseite, unterhalb der Mitte ist in die innere Schicht eine etwa $20\ \mu\text{m}$ große ovale Gewebeansatznarbe eingetieft. Ihre äußere Begrenzung ist unregelmäßig (Abb. 16, 18). In der Vertiefung

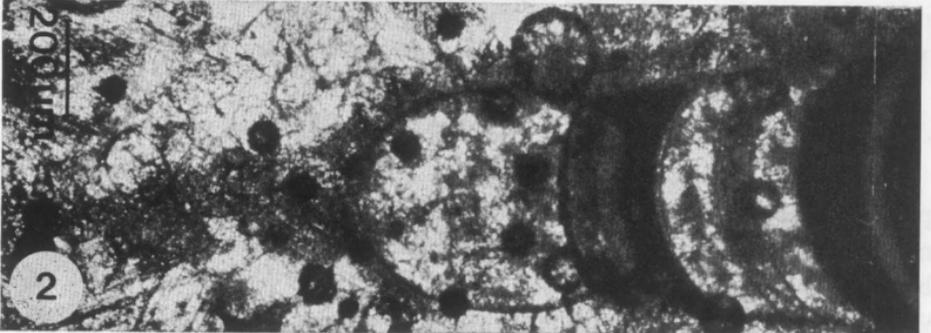
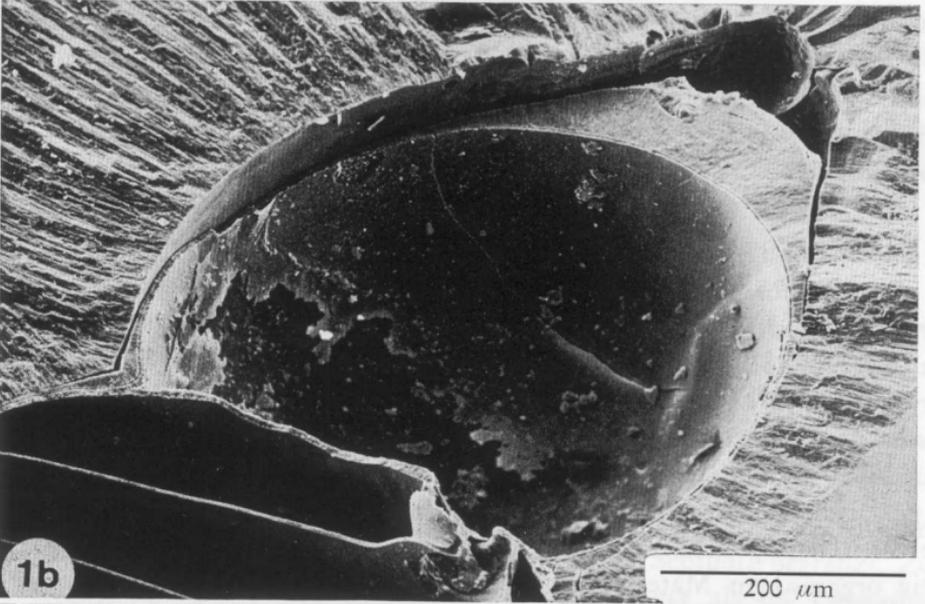
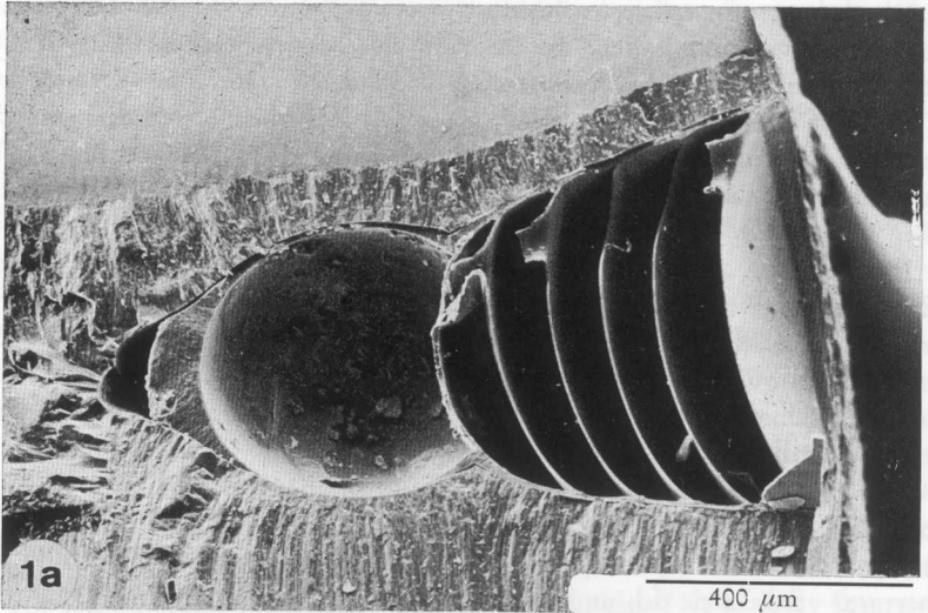


Abb. 1 und 2 (Legenden s. S. 279)

der Narbe und in ihrer direkten Umgebung finden sich 1—3 μm große sphärolitische Kristallaggregate (Abb. 18).

2.1.4 Kammer - Apertur

Bevor die innere Schicht im Bereich der Kammer-Apertur ausklingt, verdickt sie sich und bildet eine Stufe (Abb. 10). Hier war die organische Abschlußmembran der Anfangskammer angeheftet. Die organische Abschlußmembran ist zwar nicht mehr erhalten, läßt sich jedoch anhand einer Spalte zwischen erstem Septum und der inneren mineralisierten Schicht der Anfangskammer sowie ihrer stufenartigen mineralischen Anheftung an der Außenwand gut nachweisen (Abb. 10). Man kann sie als erstes organisches Septum bezeichnen.

2.2 Zweites (mineralisiertes) Septum

Das zweite Septum ist in der Aufsicht konkav gebogen und besitzt im ventralen eine etwa 70 μm messende runde Siphonalöffnung (Abb. 1). Die Septenduten sind in aperturaler Richtung umgebogen (prochoanitisch) (Abb. 17). Während die dorsale Dute weit ausgezogen ist und stark ausdünn, ist die ventrale Dute nur kurz, gerundet und verdickt sich am Ende etwas. Das zweite Septum überlagert die innere prismatische Schicht der zweiten Kammer, da die Gewebeansatzstelle der zweiten Kammer vom Ansatz des zweiten Septums überwachsen ist. Das zweite Septum ist etwa 5 μm dick und seine Struktur ist subprismatisch. Im Querbruch erscheint es dreilagig. Während die Kristallite oben und unten mehr vertikal ausgerichtet sind, sind die Kristallite im zentralen Teil mehr horizontal ausgerichtet. In seinem Ansatz überdeckt es den prismatischen Anheftungswulst des ersten (organischen) Septums (Abb. 8, 10).

2.3 Siphonalapparat und Konothek

2.3.1 Septen

Der Aufbau der Septen ist vom dritten Septum an, abgesehen von der Dimension, im wesentlichen gleich (Abb. 1). Die Dicke der Septen beträgt etwa 3—4 μm . Sie sind in apikaler Richtung regelmäßig uhrglasförmig

Abb. 1a/1b. Die linke Hälfte des untersuchten *Hibolithes* sp.
Fig. 1a/1b. The left half of the studied *Hibolithes* sp.

Abb. 2. Erste Kammer und folgende bei einem anisischen *Atractites* ohne abrupten Wechsel im Septenabstand. Das erste Septum ist geschlossen. (Staatl. Museum für Naturkunde Stuttgart Nr. 8451).
Fig. 2. First chamber with some following chambers of an Anisian *Atractites*. Septa distances regular. First septum closed.

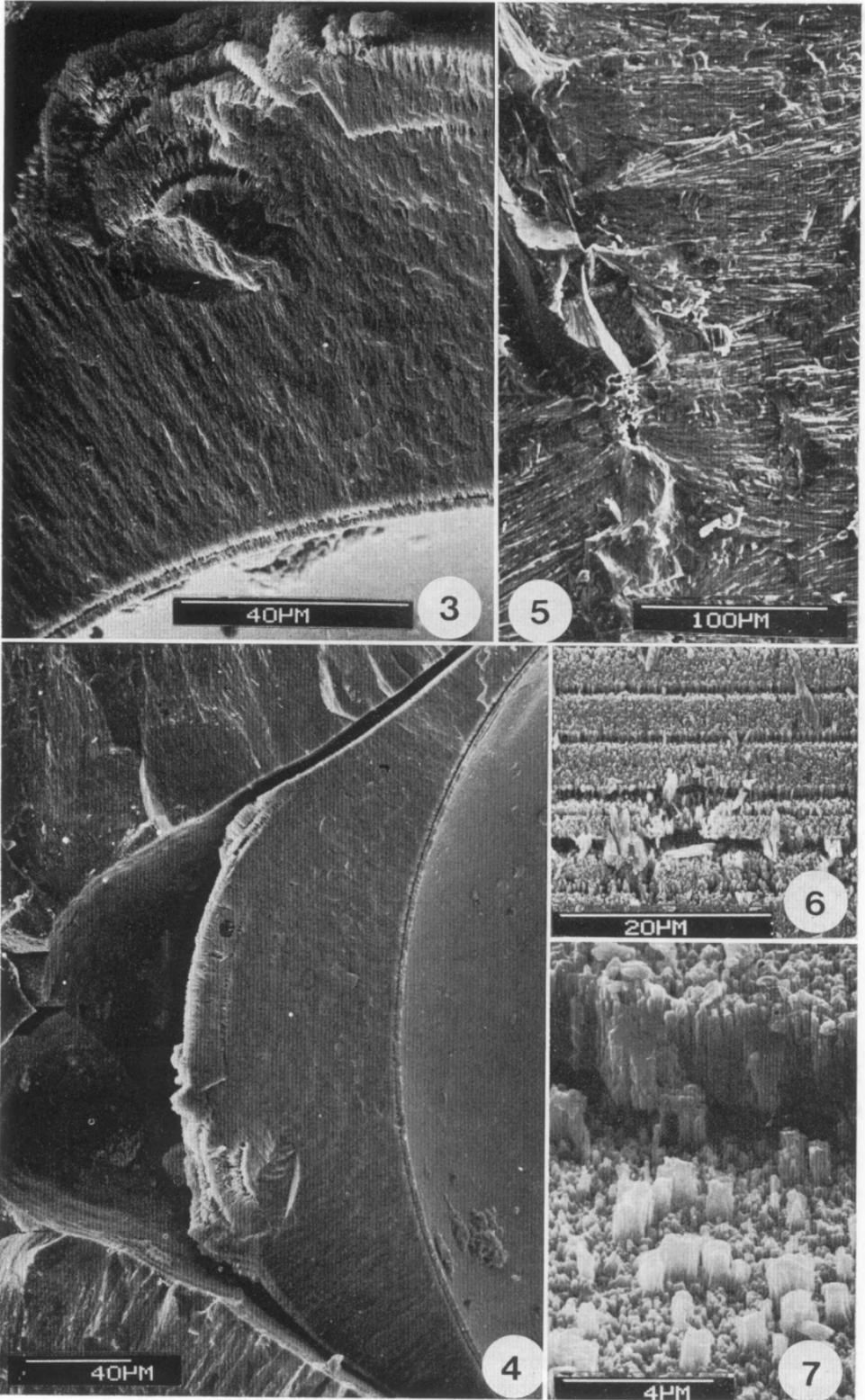


Abb. 3—7 (Legenden s. S. 281)

gewölbt und besitzen auf der ventralen Seite eine Siphonalöffnung. Die Siphonalöffnungen nehmen im Verhältnis zum Septendurchmesser langsamer an Durchmesser zu. Beim zweiten Septum beträgt der Durchmesser der Siphonalöffnung etwa $\frac{1}{8}$ des Septendurchmessers, beim 6. Septum etwa $\frac{1}{7}$. Die Septen bestehen im wesentlichen aus einer Perlmuttertschicht (Abb. 9). Sie setzen unvermittelt an der Wand an und beginnen mit einem prismatischen Wulst, der sich nur wenig von der prismatischen Schicht der Kammerinnenwand abhebt. Die Ansatznarbe des Gewebes, die auf der dorsalen Seite der Kammer deutlich eingetieft ist, ist von der Ansatzstelle des Septums überwachsen (Abb. 14). In ihrer Aufeinanderfolge ist die Anordnung der Septen sehr regelmäßig und es läßt sich keine Drängung oder keine plötzliche Zunahme des Abstands feststellen.

2.3.2 Siphonalduten

Die Siphonalduten sind in apikaler Richtung umgebogen (retrochoanisch) und zeigen auf der Außenseite ein deutliches Rillenmuster (Abb. 11). Sie sind im oberen Teil von gleicher Struktur wie das Septum. Der untere Teil war organisch und ist deshalb nicht mehr erhalten. Der minerali-

Abb. 3. Das aragonitische Embryonalrostrum setzt sich zum Teil aus regelmäßig übereinanderlagernden Schichten, teils aber auch aus radiär aufgebauten Gebilden zusammen.

Fig. 3. The aragonitic embryonic rostrum is partly composed of evenly layered laminae, partly consists of spherulitic structures.

Abb. 4. Das Embryonal- (Primordial-)rostrum besteht aus einem aragonitischen Teil, der sich in die äußere mineralische Schicht fortsetzt und einem organischen Teil, der mit der äußeren organischen Schicht zusammenläuft.

Fig. 4. The embryonic (primordial) rostrum consists of a lower aragonitic and an upper organic part. The lower is continuous into the upper mineral layer of the conch while the upper is connected to the outer organic layer.

Abb. 5. In einer zentralen Zone (Apikallinie), von der das radiale Wachstum der Kalzitprismen ausging, sind Sphärolite entwickelt, die ursprünglich in organischem Schalenmaterial lagen, wie sie Abb. 20 zeigt.

Fig. 5. The central line formed by the radial growth of calcite prisms of the rostrum consists of spherulites which had been connected to organic fibres as seen in Fig. 20.

Abb. 6. Die Wechsellagen von dicken kalzitischen Lagen und dünnen organischen Schichten (jetzt hohl) im adulten Rostrum entsprechen den Anwachszonen.

Fig. 6. Intercalation of thick calcitic and thin organic (now hollow) layers in the adult rostrum follow lines of growth.

Abb. 7. Während der Diagenese sind in dem Hohlraum, der vorher von organischem Schalenmaterial gefüllt war, in gleicher Ausrichtung wie vorher größere Kalzitkristalle gesprossen.

Fig. 7. During diagenesis some larger crystal following the original orientation have grown into the space which had held organic shell originally.

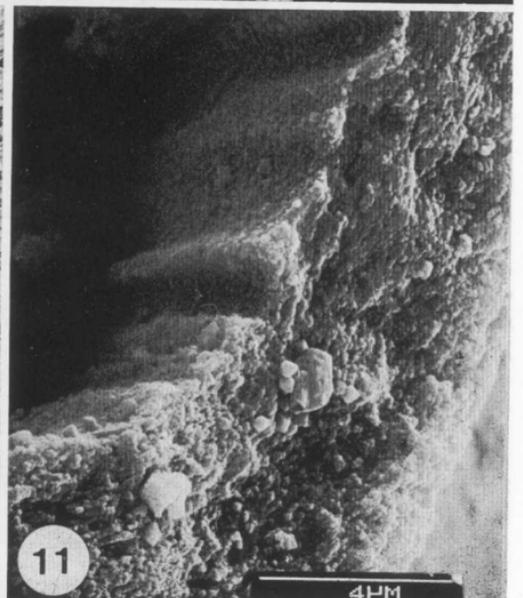
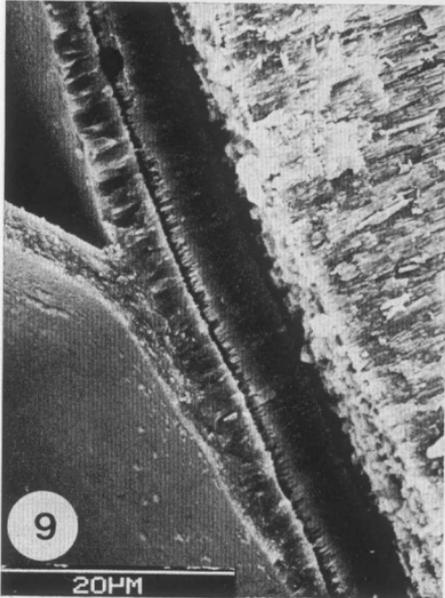
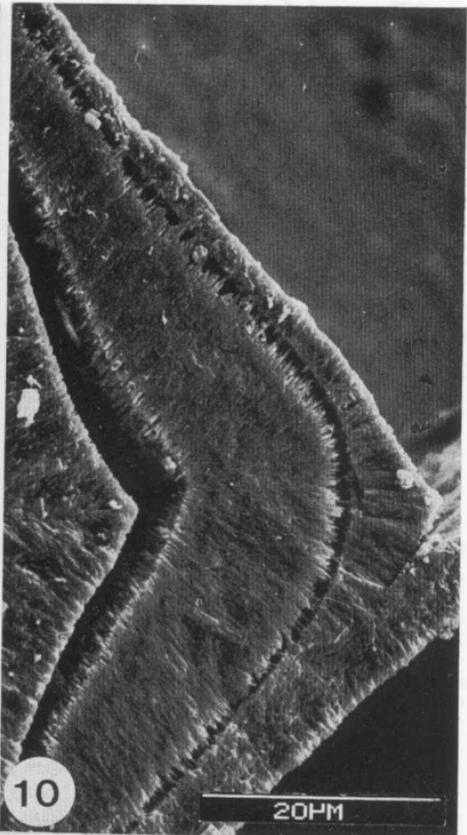
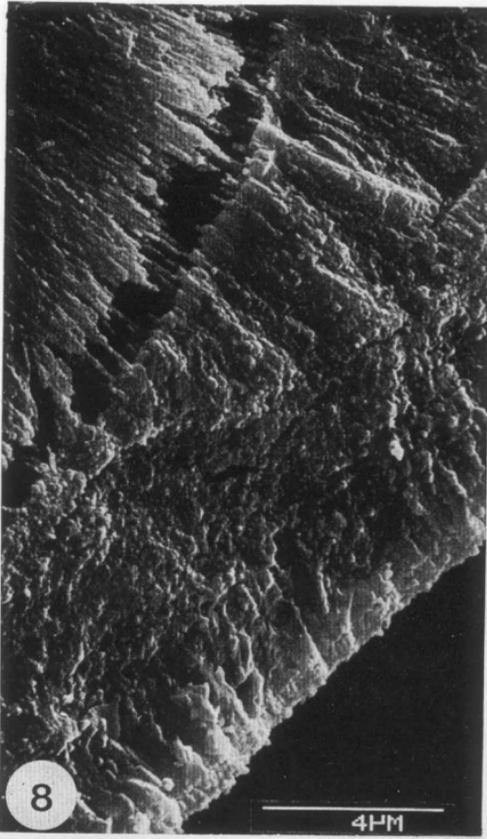


Abb. 8—11 (Legenden s. S. 283)

sierte Teil durchzieht in der 3.—6. Kammer etwa die Hälfte der Kammerhöhe. Die Kammerhöhe beträgt etwa $80\ \mu\text{m}$ und bleibt in den vorhandenen Kammern ungefähr gleich, während der Durchmesser regelmäßig zunimmt. Die Siphonalduten sind ab der dritten Kammer im wesentlichen gleich. Manchmal sind Teile der ersten organischen Verankerungsmembranen des sich bildenden Siphonalrohrs zum noch organischen Septum erhalten (Abb. 12). Der Ansatz des apikalen, organischen Rohrteiles im Septenkragen des vorher gebildeten Rohrsegments erfolgt nicht über ein ringförmiges Prismenkissen wie bei *Nautilus* oder bei Ammoniten. Die Innenaufsicht des Septenkragens erscheint daher glatt.

2.3.3 Erstes Siphonalrohrsegment

Nur in der dritten Kammer ist die Siphonaldute bis auf das zweite Septum hinab verkalkt (Abb. 17). Die Mineralisierung ist im aperturalen Bereich die gleiche wie in den späteren Kammern, im unteren Teil ist sie unvollständig. Die Wand war hier porös und lagert der 1. Siphonaldute auf. Dorsal überlagert das 1. Siphonalrohrsegment den hochgebogenen Teil des Septalkragens, während es ventral dem wulstförmigen vorgelagerten Teil aufgelagert ist. Die Apertur wurde durch eine poröse, schwach mineralisierte

Abb. 8. Aufsatz des 2. Septums an der Außenwand und auf der Oberfläche der mineralischen Verankerung des 1. Septums. Das Ende der mineralisierten Innenschicht der ersten Kammer ist sichtbar und ebenfalls die Kontinuität der folgenden Schicht. Detail von Abb. 10.

Fig. 8. Attachment of the second septum to the outer wall and the top of the mineral part of the first septum. The end of the inner mineral layer of the first chamber is clearly visible, while the outer layer continues. Detail to fig. 10.

Abb. 9. Der Ansatz eines Perlmuttseptums an der Wand der Konothek zeigt den Gegensatz der Strukturen.

Fig. 9. Attachment of a nacreous septum to the wall of the conothek. The nacreous structure of the septum is clearly differentiated from the prismatic structure of the inner wall of the conothek.

Abb. 10. Öffnung der ersten Kammer mit 2. (mineralisiertem) Septum, welches auf der mineralischen Anheftung des 1. (organischen) Septums der Wand ansitzt. Während die innere mineralische Schicht in der Anheftungsstufe endet, verlaufen die organische Zwischenschicht, die mineralische und organische Außenschicht ungestört über den Einengungsbereich der Schale weg.

Fig. 10. Aperture of the first chamber with second septum. The first organic septum is preserved with its mineral attachment. Organic intermediate layer and outer mineral layer continue across the constriction.

Abb. 11. Die äußere Oberfläche des Septenkragens eines Perlmuttseptums zeigt Rillen, die im elastischen organischen Septum entstanden und bei seiner Mineralisierung fixiert wurden.

Fig. 11. The outer surface of the septal neck of a nacreous septum shows grooves and ridges which have formed when the first organic septum was mineralized.

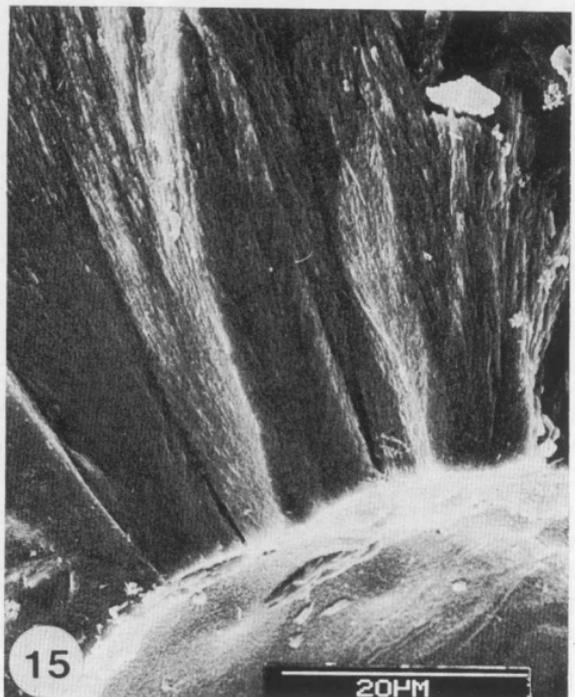
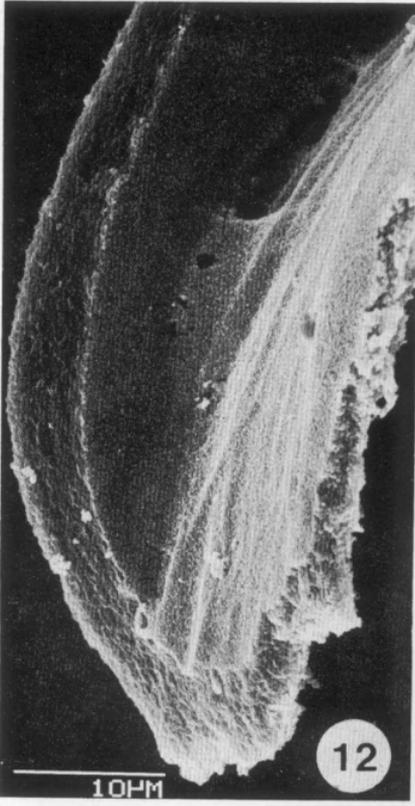


Abb. 12—15 (Legenden s. S. 285)

Schicht geschlossen (Abb. 17). Dies ist das Ende des Siphonalkanals und es war wahrscheinlich mit organischen Anheftungslamellen mit dem organischen ersten Septum verankert.

2.3.4 Gewebeansätze

Während der Gewebeansatz in der ersten Kammer rundlich-oval ist (Abb. 18), besteht er in den folgenden Kammern aus einer bandförmigen Narbe, die jeweils im apikalen Teil der einzelnen Kammern etwas breiter wird (Abb. 14, 13). In der 2. Kammer ist keine Narbe sichtbar. Die jeweilige Breite beträgt mindestens $20\ \mu\text{m}$, höchstens $30\ \mu\text{m}$. Die Maße bleiben in den beobachteten Kammern konstant. Neben den auch in der ersten Kammer beobachteten Prismenkissen, treten hier auch Längsstrukturen auf (Abb. 13).

2.3.5 Konothekwand

Wie in der ersten Kammer ist auch hier eine vierschichtige Wand vorhanden. Sie unterscheidet sich von der ersten Kammer nur in der Struktur der inneren mineralisierten Schicht. Sie hat eine sphärolitisch-prismatische Struktur. Von der organischen Zwischenschicht ausgehend ist eine Vergröberung der Kristallite zur Innenwand hin zu beobachten (Abb. 9).

2.4 Adultrostrum

Die Mineralogie des Adultrostrums ist durchgehend kalzitisch. Von der Oberfläche des organischen Teils des Primordialrostrums gehen Sphärolithsektoren von $10\text{--}15\ \mu\text{m}$ Breite aus (Abb. 15). Von der Spitze des Primordialrostrums verläuft ein vornehmlich organischer Bereich, die sogenannte Apikallinie. Aus der Apikallinie sind von kugeligen Aggregaten ausgehend,

Abb. 12. Organische Anheftungslamellen des sich bildenden Siphonalrohrs am noch organischen Septum sind in Phosphat umgewandelt worden.

Fig. 12. Organic sheets of the original attachment membranes of the siphuncle to the forming septum are preserved now diagenetically altered into phosphatic material.

Abb. 13. Einzel-Ansatznarbe des Gewebes zeigt feine Längsriefen und knotige sphärolithische Kristallaufwüchse nahe den Überlagerungsstellen durch die Septen.

Fig. 13. A single tissue attachment scar with longitudinal ridges and spherulitic growths near the apical and apertural cover by septa.

Abb. 14. Gewebeansatznarben im dorsalen Kammerdach.

Fig. 14. Tissue attachment scars in the camerae following the initial one.

Abb. 15. Kalzitische Prismenbündel bilden das Rostrum im Anschluß an das organisch-aragonitische Primordialrostrum.

Fig. 15. Calcitic spherulite-sectors form the rostrum in the continuation of the organic-aragonitic primordial rostrum.

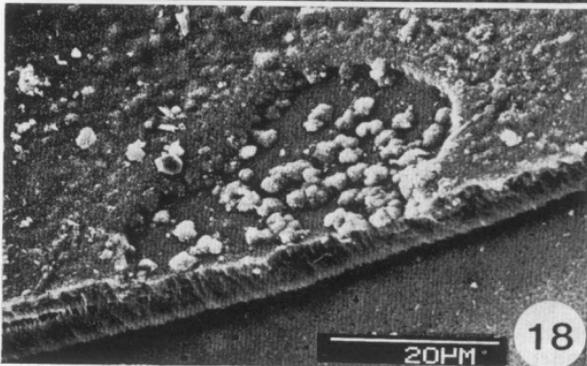
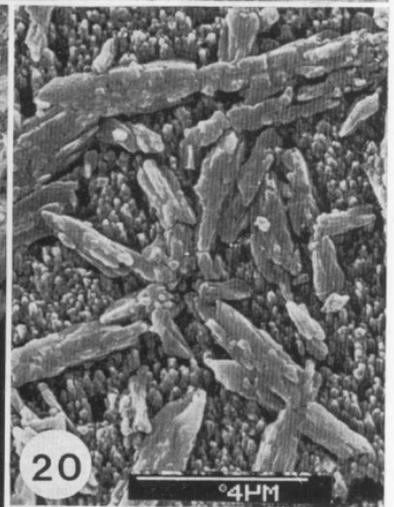
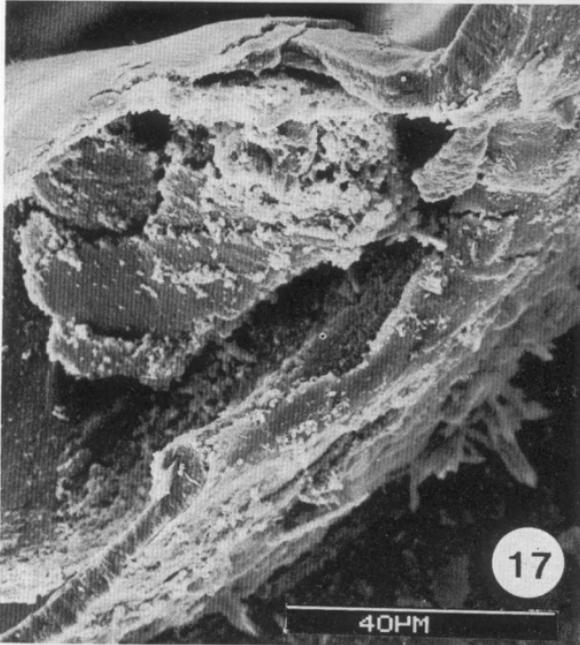
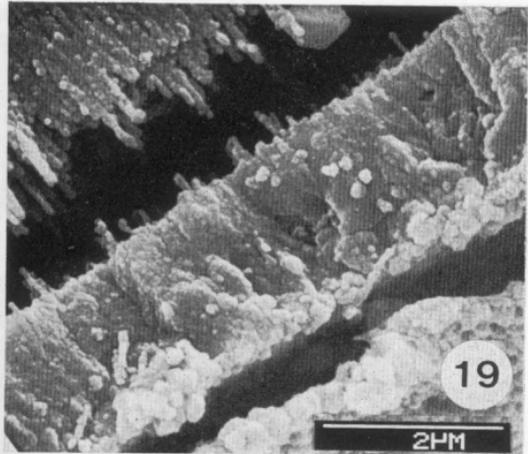
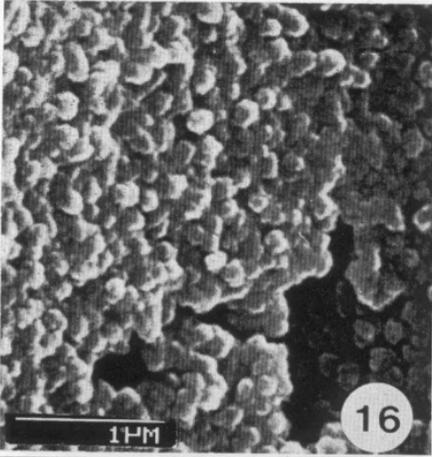


Abb. 16—21 (Legenden s. S. 287)

allseitig Sphärolithsektoren gesprossen (Abb. 5). Die Einzelkristallite haben etwa um $1\ \mu\text{m}$ Durchmesser. Mit zunehmendem Abstand zur Apikallinie erfolgte eine immer weitergehende Ausrichtung der Kristallite bis sie parallel zueinander und senkrecht auf der Oberfläche stehen. Eine ganz vergleichbare Struktur ist in der *Argonauta*-Schale entwickelt (Abb. 21). Im Phragmokonbereich ist nur in den ersten Lagen eine sphärolithische Ausrichtung zu erkennen. In den folgenden Schichten sind die Kristallite ebenfalls parallel ausgerichtet. Es ist eine Wechsellagerung von mehr organischen und mehr mineralisierten Anwachszonen festzustellen, wobei die organischen Lagen jeweils als Hohlräume vorliegen (Abb. 6). In diese Hohlräume hinein sind diagenetisch einzelne Kristalle hineingewachsen, wobei zwei Typen zu unterscheiden sind:

- a) Vertikaler Weiterwuchs einzelner Kristallite unter Zunahme der Kristallgröße (Abb. 7).
- b) Schichtparalleles, unorientiertes, manchmal sternförmiges Sprießen von Kristalliten (Abb. 20).

Abb. 16. Die phosphatische dünne Innenaufgabe der 1. Kammer ist ein Diagenese-produkt.

Fig. 16. The phosphatic innermost layer of the first chamber and at other places within the phragmocone is a product of diagenesis of an original mucus cover present on all chamber walls.

Abb. 17. Das mineralisierte zweite Septum besitzt nach vorne umgebogene Septenkrägen zwischen denen der poröse Endteil des Siphonalrohres erhalten ist, aber beim Bruch etwas hochgeklappt wurde.

Fig. 17. The mineralized second septum shows septal necks which are twisted forwards. The septal aperture was closed by the porous end of the siphuncle tube, now somewhat fractured and bend up.

Abb. 18. Die Ansatznarbe des Weichkörpers im dorsalen Teil der ersten Kammer ist unregelmäßig rundlich und wird von einigen sphärolithischen Knoten gegliedert. Die ganze Oberfläche ist von einer feinen, gut auskristallisierten Phosphat-schicht überdeckt.

Fig. 18. The attachment scar within the dorsal side of the first chamber consists of an irregularly rounded depression with some aragonitic spherulitic knobs. All surface is covered by a thin, wellcrystalized phosphatic layer of diagenetic origin.

Abb. 19. Die phosphatische Schicht kann sich von ihrer Wuchsoberfläche ablösen.

Fig. 19. The phosphatic layer can become detached from its surface of growth.

Abb. 20. Wie Abb. 7, nur sprossen die Kristalle in radialer Weise.

Fig. 20. Like Fig. 7, only crystal growth in radial arrangement.

Abb. 21. Die Schale von *Argonauta* zeigt im Querbruch eine sehr ähnliche Struktur, wie sie im apikalen Belemnitenrostrum auftritt.

Fig. 21. Shell of *Argonauta* in transversal fracture. The central layer shows the same features as the central line of the posterior belemnite rostrum. x 900.

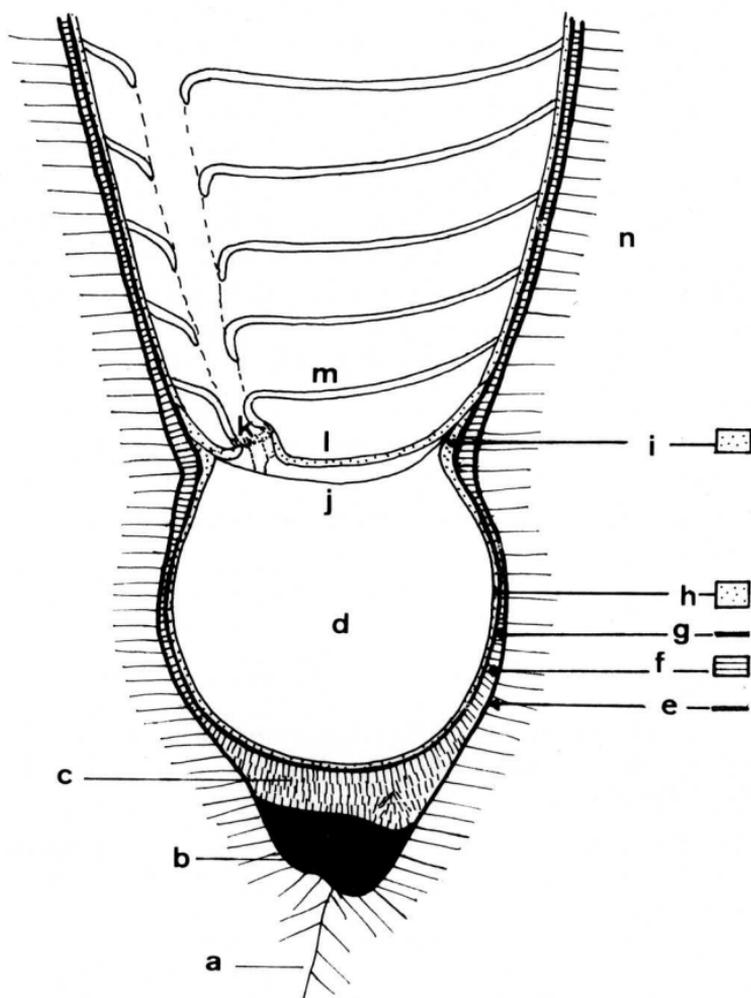


Abb. 22. Schematische Zeichnung der Schale von *Hibolithes* sp.

- a: Zentrallinie, von der das Wachstum des hinteren Kalzitrostrums nach außen und hinten allseitig erfolgt
 b: Organischer Teil des Primordialrostrums
 c: Aragonitischer Teil des Primordialrostrums
 d: Erste Kammer
 e: Äußere organische Schicht der ersten Kammer
 f: Äußere mineralische Schicht der ersten Kammer
 g: Innere organische Schicht (Zwischenschicht) der ersten Kammer
 h: Innere mineralische Schicht der ersten Kammer
 i: Prismatische Stufe der Anheftung des ersten Septums
 j: Erstes, organisches Septum
 k: Siphonalrohrende mit organischen Hafthäutchen am ersten Septum
 l: Zweites mineralisches prismatisches Septum
 m: Drittes mineralisches perlmuttriges Septum
 n: Kalzitrostrum

2.5 Rekonstruktion des Ontogeneseablaufes von *Hibolithes*

Das Ei von *Hibolithes* sp. besaß einen Durchmesser von ca. 1 — 2 mm. Zum Zeitpunkt der Differenzierung der Schalendrüse war bereits die Hälfte des Eidotters vom Keim umwachsen. Wie bei rezenten Coleoiden (BANDEL & BOLETZKY, 1979) ist auch bei *Hibolithes* sp. die Schalendrüse vor der Bildung einer 1. Schale vom Mantelmuskel überwachsen und somit zum Schalensack geworden. Das primär organische Schälchen war mit den Schale-sekretierenden Zellen fest verbunden, die bei der Ausbreitung des Mantels über den Eingeweidesack vorwuchsen (BANDEL, 1982). Die Verbindung zwischen Drüsenzellen und Schale löste sich, nachdem der Weichkörper sich im dorsalen Bereich der 1. Kammer mit der Innenseite der Schale verbunden hatte. Zu diesem Zeitpunkt war die Schale rein organisch, d. h. es war nur die organische Zwischenschicht vorhanden. Auf diese wurden innen und außen mineralisierte Schichten abgelagert. Im Bereich der ersten Kammer wuchs die innere Prismenschicht auf und stabilisierte die organische Zwischenschicht. Nun wurde der Gewebeansatz vor die erste Kammer verlagert. Hier war die Schale zu diesem Zeitpunkt nicht oder nur schwach mineralisiert. Der Eingeweidesack schied ein erstes Septum in Form einer organischen Schicht (Abschlußmembran) aus, die über einen prismatischen Wulst fest mit dem Rand der 1. Kammer verbunden war. Der Embryo hatte somit eine erste funktionsfähige Kammer. Noch vor der Bildung eines Siphos konnte das rückwärtige Gewebe des Eingeweidesackes Flüssigkeit über die poröse Abschlußmembran (erstes Septum) aus der ersten Kammer abpumpen. Damit war ein funktionsfähiger Auftriebsapparat entstanden, der Embryo konnte schlüpfen. Zum Schlüpfzeitpunkt hatte das Dach des Schalensackes bereits ein Primordialrostrum ausgeschieden, möglicherweise auch die umhüllende Außenschicht. Der Schlüpfling war ca. 2 mm lang und hatte eine vollständig im Innern gelegene, etwa 1,5 mm lange Schale (endocochleat).

Fig. 22. Schematic drawing of the conch of *Hibolithes*.

- a: Central line of calcitic prismatic growth into all directions.
 - b: Organic portion of the primordial rostrum.
 - c: Aragonitic portion of the primordial rostrum.
 - d: First chamber.
 - e: Outer organic layer of the first chamber.
 - f: Outer mineral layer of the first chamber.
 - g: Inner organic layer (intermediate layer) of the first chamber.
 - h: Inner mineral layer of the first chamber.
 - i: Prismatic ridge of the attachment of the first septum to the wall of the chamber.
 - j: First organic septum.
 - k: End of the siphuncular tube with organic attachment sheets connecting it to
 - l: the first septum.
 - m: Second septum composed of prismatic aragonite structure.
 - n: Third septum composed of nacreous aragonite structure.
- Calcitic rostrum.

Sie war im wesentlichen ein konisches Röhrchen, an dessen Apex die ausgepumpte und teilweise gasgefüllte Anfangskammer gelegen hat. Die Schräglage des Schlüpfings im Wasser wurde durch das Primordialrostrum garantiert, welches ventral angesetzt war. Auf Grund der organischen, wenig druckresistenten Struktur des ersten Septums konnte das Jungtier nur im oberflächennahen Wasser leben. Der freischwimmende Tintenfisch bildete nun das erste mineralische, zweite Septum aus. Der Eingeweidessack differenzierte gleichzeitig den Siphonalstrang aus und verankerte ihn am ersten, organischen Septum. Der Ansatz des Körpergewebes zur Schale verlagerte sich etwas nach vorne. Er war in einen schmalen dorsalen Streifen in der Wohnkammer auf der Schale innen angesetzt. Nachdem das zweite Septum fertiggestellt war, entstand das erste Segment des Siphonalrohrsystems. Dieses besteht aus dem perlmuttrigen Septum, dem oberen perlmuttrigen Teil des Siphonalrohres (Siphonaldute) und dem unteren porösen Teil des Rohres. Das erste Segment des ersten echten Siphos endet blind mit einem porösen Verschuß. Über ihn konnte die schmale zweite Kammer leergesaugt werden.

Mit dem weiteren Ausbau des Siphonalapparates, gekoppelt mit der Anlage eines ausgeprägten Proostrakums, wurde das Adulstrostrum als Gegengewicht angelegt. Im Bereich der Konothek konnte das Rostrum regelmäßig ausgeschieden werden. Am apikalen Ende erfolgte die Ausscheidung des Rostrums über einen organischen, im Rostrum apikal eingesenkten Knoten. Dieser diente als Aufwuchsort für zunächst sphärolitische, später regelmäßige Kalzitkristalle und verlagerte sich allmählich mit der Vergrößerung des Rostrums nach hinten, so daß eine fadenförmige Reihe von Knoten im Zentrum des Rostrums sich bildete.

Die Rohrsegmente des Siphonalrohres waren nicht durchgehend massiv. Sie wurden im Bereich des vorherigen Septenkragens angeheftet. Der organische Rohrteil blieb dünn, falls er nicht doppelwandig ausgebildet war (MUTVEI, 1971). Somit bewohnte wahrscheinlich auch das jugendliche, dem adulten ähnliche Tier Bereiche des flachen Meeres und konnte nicht in größere Tiefe mit größerem Wasserdruck hinabsteigen. Der Einbau eines sehr gleichmäßigen organisierten Kammerteils, in dem alle Septen in regelmäßigem Abstand aufeinander folgen, läßt darauf schließen, daß vom Zeitpunkt des Schlüpfens an das Jungtier ohne dramatische Einschnitte organischer und ökologischer Art sich zum erwachsenen Tier entwickelte.

3. Vergleich der Embryonal- und Juvenilgehäuse von *Spirula*, *Quenstedtoceras* und *Hibolithes* in Stichpunkten

3.1 *Spirula*

Überwachung der Schalendrüse durch den Muskelmantel.

Bildung einer organischen Schale;

- Umbau der Anheftung des Weichkörpers vom schalenbildenden Gewebe (später Periostrakumdrüse) an die Innenseite der ersten Kammer;
- Mineralisierung der ersten Schale von innen;
- teilweiser Rückzug des Weichkörpers aus der ersten Kammer;
- Verlagerung der Körperanheftung nach vorne;
- Umhüllung des in der Kammer verbliebenen Eingeweidesackes durch eine organische Schale, die in der ersten Kammer angesetzt ist (Prosipho);
- Differenzierung des Gewebes des Siphonalstranges;
- Ausscheidung einer porösen organischen Kappe im apikalen Teil und eines birnenförmigen, perlmuttrigen Rohres (1. Septum) im aperturalen Bereich durch das Siphonalgewebe);
- Beginn der Leerung der ersten Kammer;
- Schlüpfen aus dem Ei (vielleicht auch erst nach der Bildung eines 2. oder 3. Septums);
- Weiterbau des Siphonalsystems durch Bildung von vollständigen Septen und Siphonalrohrsegmenten;
- Unregelmäßige mineralische Abscheidungen auf die Schale (BANDEL & BOLETZKY, 1979).

3.2 *Quenstedtoceras*

- Bildung der Schalendrüse, die nicht überwachsen wird;
- Ausscheidung einer organischen Schale, die einen runden Anfangsteil und eine ganze Windung umfaßt;
- Verlagerung der Anheftung des Weichkörpers vom Schalenrand auf die Innenseite der Innenlippe in die Anfangskammer hinein;
- Mineralisierung der organischen Embryonalschale von innen, wobei nur die Außenwände erfaßt werden;
- Bildung einer mineralischen Innenschicht in der ersten Kammer;
- teilweiser Rückzug des Weichkörpers aus der ersten Kammer unter Beibehaltung der Körperanheftung;
- Anheftung des sich differenzierenden Siphonalstranges;
- Bildung eines ersten Septums (Proseptum), das von den folgenden Septen verschieden ist;
- Verlagerung der Körperanheftungsstelle von der Innenlippe auf das erste Septum;
- Umhüllung des Siphonalstranges mit organischer Substanz und Einhängen in die Apertur des ersten Septums (über organische Haftbänder, Prosipho);
- Bau des zweiten Siphonalrohrsegmentes bestehend aus perlmuttrigem Septum, Septenkragen und organischem Sipho mit poröser Zone im Ansatz zum vorherigen Siphonalrohrsegment;
- weiterer Ausbau des Siphonalsystems, bis mehrere Kammern funktionsfähig sind;

Schlüpfen;

Weiterbau des Siphonalsystems, der Septen und Vergrößerung der Schale (BANDEL, 1982).

3.3 *Hibolithes*

Überwachung der Schalendrüse durch den Muskelmantel;

Bildung einer organischen Schale durch das über den Eingeweidesack vorwachsende Drüsengewebe;

Umbau der Anheftung des Weichkörpers vom schalenbildenden Gewebe an die Innenseite der ersten Kammer;

Mineralisierung der Embryonalschale erst von innen und dann von außen und allmählicher Aufwuchs des Primordialrostrums;

Verlagerung der Körperanheftung nach vorne und Rückzug des Weichkörpers aus der ersten Kammer;

Abschluß der ersten Kammer durch eine organische Wand (das erste Septum);

Leerung der ersten Kammer über den Bereich des ganzen Septums;

Schlüpfen (wahrscheinlich frühester Zeitpunkt);

Ausbau des Siphonalrohrsystems;

Bildung eines zweiten, von den folgenden Septen verschiedenen Septums (Proseptum);

Bau des ersten Segmentes des Siphonalrohrsystems, bestehend aus perlmuttrigem Septum, Septenkragen und porösem, blind endendem Siphonalrohr mit Aufhängung im Kragen des 2. Septums und mit Haftbändern am 1. organischen Kammerverschluß (1. Septum);

Einbau weiterer Siphonalrohrsegmente und Septen;

Ausbildung des Belemniten-typischen Proostrakums;

Bau des Adultrostrums.

3.4 Hauptunterschiede

Der Hauptunterschied zwischen *Quenstedtoceras* einerseits und den beiden Coleoiden andererseits besteht darin, daß die Schalendrüse bei ersterem nicht überwachsen wird. *Hibolithes* verzögert die Ausbildung des endgültigen Siphonalapparates durch die Ausbildung einer organischen Abschlußmembran, die ein primitives Septum darstellt. Der Eingeweidesack formt sich erst anschließend apikal in das Siphonalrohr um. *Spirula* und *Quenstedtoceras* bauen hingegen noch vor dem Schlüpfen in unterschiedlicher Weise ihren Siphonalapparat aus und differenzieren einen embryonalen Siphonalstrang. *Hibolithes*-Schlüpflinge pumpen Flüssigkeit aus der ersten Kammer über eine große Auflagefläche, ähnlich der rezenten *Sepia*. Erst später, wahrscheinlich nach dem Schlüpfen erfolgte die Kammerleerung langsamer und in ähnlicher Weise wie bei *Spirula*, *Quenstedtoceras* und auch *Nautilus*. Die organische Bauweise des ersten Septums wie auch die Konstruktion des

Siphonalrohres mit porösem organischem Rohrteil legen nahe, daß *Hibolithes* im Gegensatz zu *Nautilus* und *Spirula* und wohl auch *Quenstedtoceras* ein Bewohner ausschließlich des flachen Wassers war.

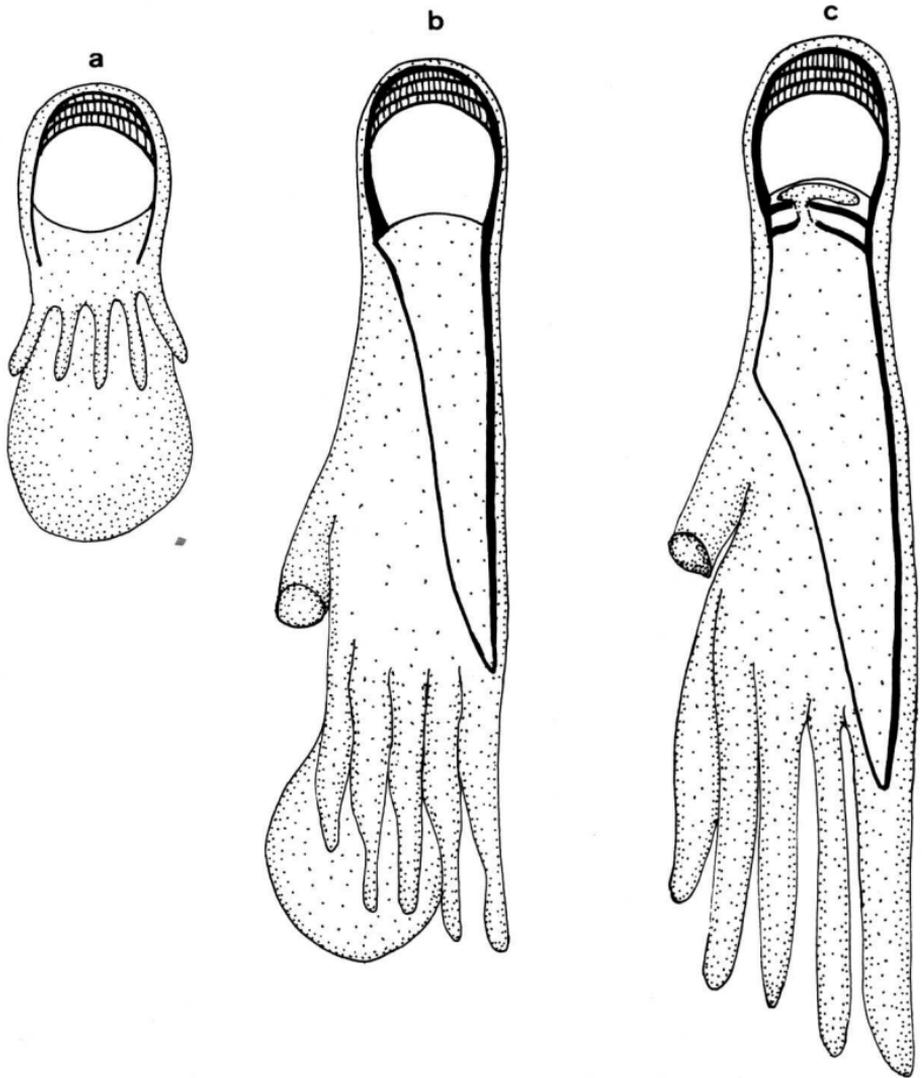


Abb. 23. Rekonstruktion der Ontogenie eines Belemniten nach den Vorstellungen von MÜLLER-STOLL (1936) gezeichnet. Das Tier soll mit einer Gasblase in der Schale und einem Dottersack schlüpfen (a). Die Larve soll vertikal im Wasser schwimmen (b, c) und erst nach Einbau von Kammern und einem Siphon mit Endblase und nach Verbrauch der Dotterreserven zur horizontalen Schwimmweise übergehen und hierbei das Rostrum bilden.

Fig. 23. Reconstruction of the ontogeny of a belemnite following description and illustration of MÜLLER-STOLL (1936). Gas in the first shell and yolk sac are supposed to be present upon hatching (a). A larva develops (b, c). Only after disappearance of the yolk sac vertical position changes into horizontal and a rostrum is formed.

4. Organisches erstes Septum bei anderen Cephalopoden

MAPES (1979) beschrieb aus dem obersten Karbon (Missourium) aus den USA einen neuen Bactriten (*Bactrites woodi*) der im Gegensatz zu den bei Bactriten glatten Septum ein retikulat gemustertes besitzt. Während bei den Bactriten normalerweise das erste Septum vom Siphon durchsetzt ist, ist das erste Septum bei *Bactrites woodi* geschlossen (MAPES, 1979; Taf. 18, Fig. 8).

Bei einem anisischen *Atractites* von Jugoslawien wurde ebenfalls ein geschlossenes 1. organisches Septum beobachtet (Abb. 2), wie es in ähnlicher Form von JELETZKY (1966) bei dem obertriassischen *Metabelemnites* und von DAUPHIN (1982) bei *Aulacoceras*, ebenfalls aus der Obertrias, beschrieben wurde.

5. Diskussion und Historisches

Schon QUENSTEDT (1845—49, Taf. 29, Fig. 29) glaubte, daß die kugelförmige Blase der ersten Kammer, bei der oft das Primordialrostrum wie ein kleiner Belemnit ansitzt, das Embryonalschälchen der Belemniten darstellt. Also schlüpfte ein kleiner fertiger Belemnit aus dem Ei. GRANDJEAN (1910) sowie auch CHRISTENSEN (1925) beobachteten dieses Embryonalrostrum ebenfalls, erkannten es aber nicht als solches, sondern sahen in ihm nur eine Verdickung im apikalen Bereich der Wand der ersten Kammer. MÜLLER-STOLL (1936) nannte dieses Embryonalrostrum „Stachel“ oder „Calcar primordialis“, ordnete ihm aber keine Funktion zu. Er glaubte, daß der Embryo mit diesem Höcker versehen zwar schlüpfte, aber mit der gasgefüllten ersten Kammer nach oben und Kopf sowie noch vorhandenen Dottersack nach unten im Plankton schwebte (Abb. 23). Erst nach einem längeren Larvalstudium, das MÜLLER-STOLL in zwei Phasen unterteilte, sollte das Jungtier mit Hilfe des Kalzitrostrums eine horizontale Lage beim Schwimmen einnehmen können. Vollkommen irrig sind die Deutungen einer Embryonalschale, die sich bei STOLLEY (1911) und ABEL (1916) finden. STOLLEY glaubte, daß zuerst ein Embryonalfaden gebildet wird (Abb. 24). Als solchen deutete er den im hinteren Kalzitrostrum gelegenen, sphärolithischen, organischen Bereich (Apikallinie), der beim Rostrumbau allmählich nach hinten verlängert wird. An diesem Embryonalfaden soll sich ein spitzes schlankes Embryonalrostrum gebildet haben, welchem schließlich noch die Embryonalblase (Anfangskammer) angefügt werden soll. STOLLEY kommt somit auch zum Schluß, daß das junge Belemnitentier sehr anders ausgesehen haben muß als das adulte. Diese Vorstellung wurde von ABEL (1916) aufgegriffen, mit Ideen von JAEKEL (1902) angereichert und detailliert für verschiedene Rostrumtypen ausgebaut. JAEKEL (1902) ging davon aus, daß die Belemniten in ihrem Lebensbereich mit ihrem Rostrum im Boden steckten. ABEL erkannte, daß ein gasgefüllter Belemnitenkammer-

apparat dem Tier positiven Auftrieb verleihen würde. Von der falschen Beobachtung geleitet, daß die rezente *Sepia* den Dorn ihres Schulpes als Grabstachel nutzt, meinte ABEL, daß das Rostrum einiger Belemniten, darunter auch *Hibolithes*, dazu gedient hätten, Pflanzendickichte zu durchpflügen und im Boden herumzustochern und somit Beutetiere aufzustöbern. Im übrigen folgte er STOLLEYS Vorstellungen der Belemniten-Ontogenese. HANAI (1952) hielt am Embryonalfaden STOLLEYS fest, stellte ihn sich aber in das Aragonit-Primordialrostrum hinein verlängert vor (Abb. 25), was in Wirklichkeit ja nicht der Fall ist. HANAI deutete den Faden als organische Zentralachse wie er bei den konischen kambrischen Fossilien *Volborthella* und *Salterella* vorkommt. Das Primordialrostrum wird dabei als ein Hin-

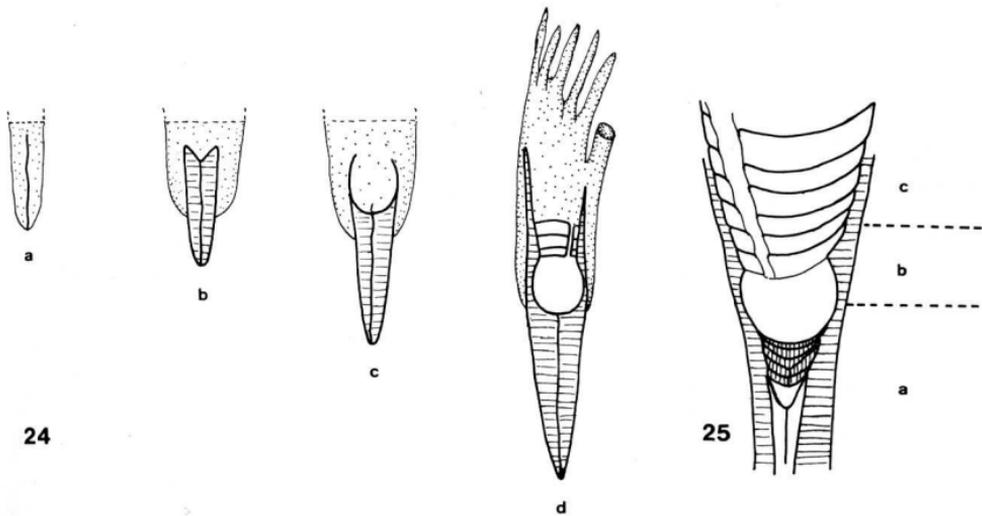


Abb. 24. Rekonstruktion der Embryonalentwicklung eines Belemniten gezeichnet nach den Vorstellungen von STOLLEY (1911). Der Embryo soll als erste Schale den Embryonalfaden bilden (a). Um diesen herum soll ein Rostrum abgeschieden werden (b). Erst bei der Vergrößerung des Rostrums soll die Anfangskammer entstehen (c). Diese Larve soll später in den Belemniten metamorphosieren, dessen Lebensstellung mit dem Rostrum im Boden steckend sein soll (d).

Fig. 24. Reconstruction of the development of a belemnite drawn according to STOLLEY (1911). An embryonic thread (a) is supposed to become covered by a embryonic rostrum (b). This is then enlarged to form the first chamber (c). The "larva" afterwards was thought to metamorphize into a belemnite (d) that uses its rostrum to dig in the sediment.

Abb. 25. Umgezeichnet nach HANAI (1952, pl. 7, fig. 4). HANAI stellt sich vor, daß die Belemnitenontogenese über eine *Salterella*-Larve (a) in die *Orthoceras*-Phase (b) verläuft, ehe mit der Abscheidung des Proostrakums und Kalzitrostrums die Belemnitenphase (c) beginnt.

Fig. 25. Redrawn from HANAI (1952, pl. 7, fig. 4). HANAI reconstructed the ontogeny of belemnites as a three phase happening with a *Salterella* stage (a) followed by an *Orthoceras* stage (b) and the final belemnite stage (c).

weis auf die Rekapitulation einer phylogenetischen Vorstufe der Cephalopodenentwicklung während der Embryogenese der Belemniten gedeutet. Erst nach diesem „*Salterella*-Stadium“ soll das „*Orthoceras*-Stadium“ erreicht werden, mit fast zentralem Siphon und einer Anfangskammer (Protoconch). Danach erst soll das „Belemniten-Stadium“ folgen mit Bildung der Septa und Absagerungen des kalzitischen Rostrums. Inzwischen sind *Volborthella* und *Salterella* aus der Verwandtschaft der Cephalopoden verschwunden (YOCHELSON, 1977). Nicht allzuweit von dieser Deutung entfernt ist auch die Vorstellung von JELETZKY (1966) zur Entstehungsgeschichte des ersten Belemniten-Schälchens. Er glaubte, daß die Schichten des Primordialrostrums von hinten nach vorne nacheinander ausgeschieden und aufeinandergefügt wurden, bis sie schließlich allmählich einen immer größeren Napf bildeten. Dabei

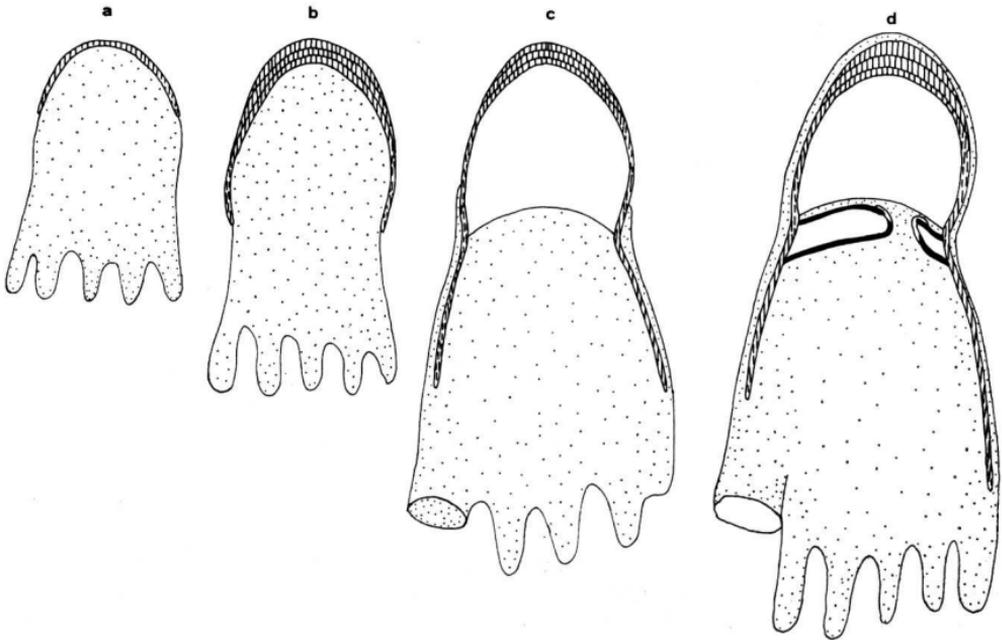
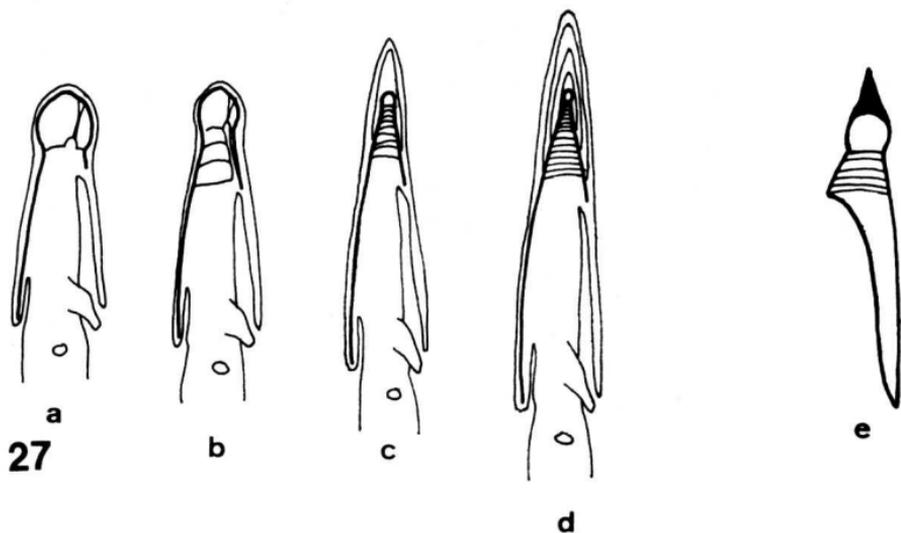
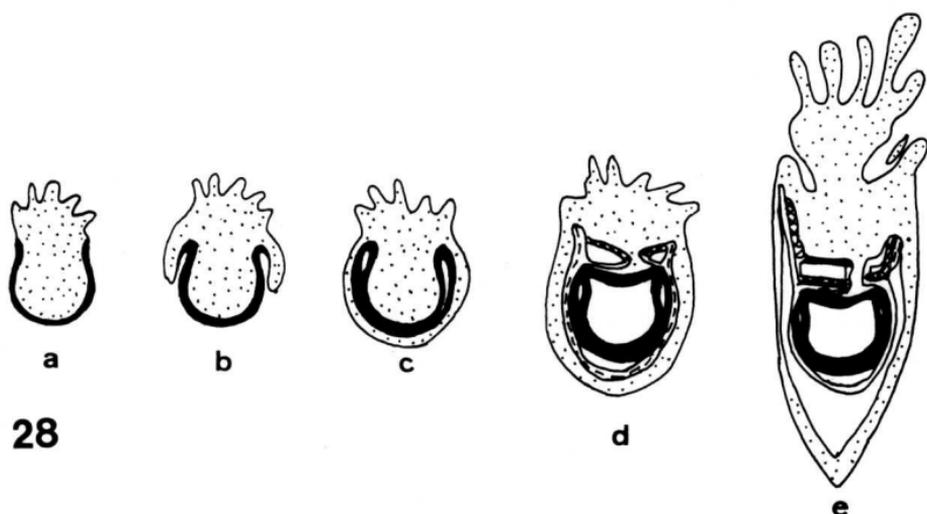


Abb. 26. Rekonstruktion des Entwicklungsablaufs der Belemnitenschale nach den Angaben von JELETZKY (1966) gezeichnet. Eine tassenförmige erste Schale (a) wird vergrößert indem weitere Schalenklappen von innen aufgelagert werden (b). So wird die erste Kammer und das Primordialrostrum aufgebaut. Nun soll das Gewebe um die bisher nicht endocochleate Schale herumwachsen (c) und das erste Septum (closing membrane) bildet sich. Später soll die Schale zur Innenschale werden (d) und der Siphon bildet sich mit einem typischen Fuß-förmigen Ende.

Fig. 26. Reconstruction of the development of a belemnite as described by JELETZKY (1966). A cup like first shell (a) is enlarged by further cups (b) until the first chamber and the primordial rostrum have been secreted. Now the tissue is thought to grow over the shell (c) and the "closing membrane" forms a first organic septum. Later the shell became interior (d) and the siphuncle with a "foot" formed (d).



27



28

Abb. 27. Entwicklungsmodell eines Belemniten nach PRELL (1921, Fig. 4). Er rekonstruierte nach dem Modell von *Spirula* und daher mit Caecum und Prosipho (a—d), aber ohne Primordialrostrum. Daneben ist die Schale eines Belemnitenschlüpfllings gestellt, wie NAEF (1922) sie sich vorstellte (e) und wie sie schon von QUENSTEDT (1845—1849) beschrieben wurde.

Fig. 27. Development of a belemnite as PRELL (1921, Fig. 4) reconstructed it. As model *Spirula* was taken (a—d), thus a caecum and prosipho was drawn and the primordial rostrum omitted. He shows the shell of a hatching belemnite as NAEF (1922) imagined it and like QUENSTEDT (1845—1849) described it.

Abb. 28. BARSKOV (1973, Fig. 2) rekonstruierte den Gang der Ontogenese (a—e) ähnlich wie JELETZKY (1966) über eine ectocochleate Larvalphase (a, b) und mit Zuhilfenahme diagenetisch gebildeter Phosphatkruste.

Fig. 28. In the model of belemnite development represented by BARSKOV (1973, Fig. 2) an external shell (a, b) is supposed to become internal during larval life. Diagenetically formed phosphatic layers are here used in the reconstruction.

soll allmählich sowohl das Primordialrostrum als auch die erste Kammer entstanden sein. Während dieser Phase soll das Tier eine im Wasser frei herumschwimmende Larve gewesen sein. Einige dieser Ansichten, in denen nicht oder nur wenig nach der jeweiligen Funktion des gebildeten Embryonal- oder Larval-Skeletts gefragt wurde, erscheinen deswegen besonders irrig, da NAEF (1921—28, 1922) bereits ein mit den Befunden bei rezenten Coleoiden vereinbartes Modell geliefert hat (Abb. 27a), das sich im wesentlichen nun bestätigt und auch, allerdings verfälscht, von MÜLLER-STOLL (1936) übernommen wurde. PRELL (1921) deutete es ähnlich zu NAEF (Abb. 27b), allerdings ohne das Aragonitrostrum zu berücksichtigen. BARSKOV (1972) erschuf noch eine Variante, bei der aus einer primär ectocochleaten Schale durch Sekundär-Umwachsung eine endocochleate Schale entstanden sein soll. Bei dieser Rekonstruktion spielt besonders die phosphatische Innenschicht der ersten Kammer eine große Rolle, die aber ein Diageneseartefakt darstellt (Abb. 28). Möglicherweise spielte bei der Bildung dieser Schicht der organische Schleim eine Rolle, der beim Kammerapparat von *Nautilus* alle Innenwände einer Kammer umhüllt, gleichgültig, ob diese flüssigkeits- oder gasgefüllt ist (BANDEL & SPAETH, 1983). Bei der Diagenese entsteht in und aus dieser Schicht eine dünne prismatische Phosphatschicht, die nicht nur bei Belemniten, sondern auch in Ammoniten immer wieder anzutreffen ist (BANDEL, 1981, 1982).

GRANDJEAN (1910) hatte diese Phosphatschichten als erster bemerkt. Diese sind auch verantwortlich für die komplexe Natur des ersten Septums in GRANDJEANS Rekonstruktion (Abb. 29a) und für die Entstehung des Fußes am Ende des Siphonalstranges (CHRISTENSEN, 1926; JELETZKY, 1966). Diese während der Diagenese entstandene Schicht kann an allen Kammerinnenwänden auftreten. Auch bei der Beschreibung der Struktur der Wand der ersten Kammer sowie der Wand der folgenden Konothek und der Struktur der diversen Septen tragen phosphatische Schichten zur Schichtenvermehrung bei. GRANDJEAN (1910) fand folglich eine äußere, kalkige und eine innere, phosphatische Schicht in der Wandung der Anfangskammer. Später wurde die chemische Natur dieser Schichten nicht mehr beachtet (CHRISTENSEN, 1925; JELETZKY, 1966 u. a.) und Unterschiede ergaben sich aus dem Fehlen der während der Diagenese entstandenen Lage. MÜLLER-STOLL (1936) fand nämlich nur eine Schicht, wo CHRISTENSEN (1925) und JELETZKY (1966) zwei bemerkten. Es gibt auch Fälle, bei denen mehrere phosphatische Schichten locker übereinander lagern und BARSKOV (1972) hat diesen Umstand in seine Ontogeneserekonstruktion miteinbezogen.

NAEF (1921—28, 1922) hatte zwar die Gestalt der Embryonalschale eines Belemniten im Prinzip richtig gedeutet. Allerdings hat er vom Modell der rezenten *Spirula* und der fossilen Ammoniten, den Prosipho und das erste Caecum übernommen. Dabei hatte GRANDJEAN (1910) bereits das Septum im wesentlichen richtig beschrieben und bemerkt, daß der Siphon nie bis in die erste Kammer hineinreicht, sondern vorher endet. CHRISTENSEN

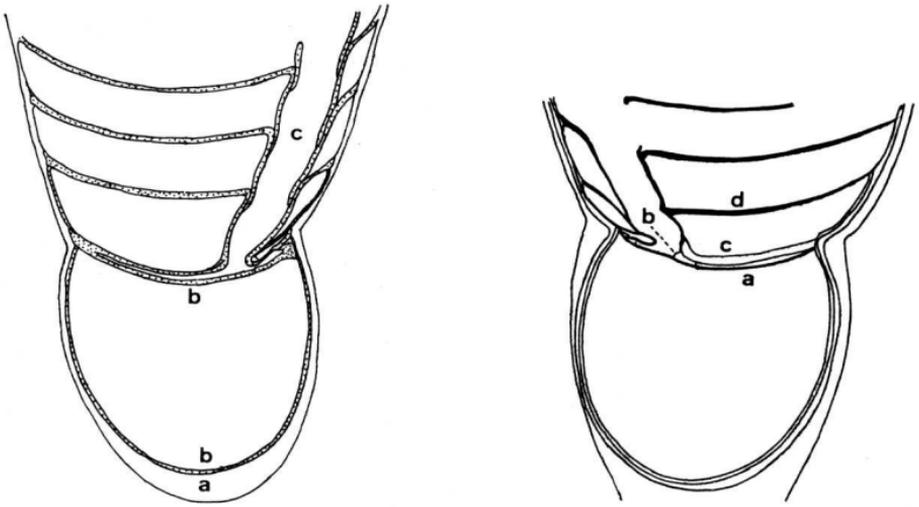


Abb. 29. GRANDJEAN (1910, Fig. 17) umgezeichnet (links) und CHRISTENSEN (1925, Fig. 22) umgezeichnet (rechts) beschrieben die Schalenbeziehungen des Belemnitenjuvenilgehäuses in vielen Punkten richtig. GRANDJEAN hält die Schale der Anfangskammer (a) für kalkitisch und das erste Septum sowie die Innenschichten für phosphatisch (b). Der Siphos endet bei ihm in einem Fuß. CHRISTENSEN bemerkte die Anheftungsmembranen (b) des Siphos am organischen ersten Septum (a). Allerdings interpretierte er das 2. Septum (c) als Siphofuß und meinte das 3. Septum (d) sei das erste Kalkseptum.

Fig. 29. GRANDJEAN (1910, Fig. 17) (redrawn at left) and CHRISTENSEN (1925, Fig. 22) (redrawn at right) described many features of the juvenile shell of belemnite quite correctly. GRANDJEAN thought that the walls of the first chamber (a) were calcitic and the first septum as well as the inner shell layers (b) were phosphatic. The siphuncular tube (c) was reconstructed to end in a foot-like extension. CHRISTENSEN noticed the attachment sheets (b) of the siphuncle-end to the first septum (a). The second septum (c) was erroneously interpreted as "foot of the siphuncle". Only the third septum (d) was considered to represent the first calcareous one.

(1925) bestätigte mit seinem Material diesen Befund und fand zudem, daß das erste Septum wohl biegsam gewesen sein muß, weil am Ende des Siphos oft eine kleine Aufwölbung zu erkennen ist. Er vermutete, daß der Siphos hier angeheftet war und das Septum nach oben gezogen hat. JELETZKY (1966) homologisierte das erste Septum mit dem ersten Proseptum der Ammoniten, hielt dann das zweite, kalkige Septum für homolog mit dem zweiten Proseptum der Ammoniten, welches sich allerdings bei Ammoniten als nicht existent erwies (BANDEL, 1982). Die Gestalt dieses zweiten Septums war zuerst von JELETZKY (1966) richtig erkannt worden. Zuvor war er den Darstellungen GRANDJEANS gefolgt (Abb. 29). NEAFS (1921—28, 1922) Rekonstruktion des Siphos ist, abgesehen vom fehlenden ersten, organischen Septum, nicht weiter von der Realität entfernt als die Vorstellung einer

pilzförmigen Erweiterung des Siphoendes von CHRISTENSEN (1925), MÜLLER-STOLL (1936) und JELETZKY (1966).

Man kann durchaus ein Caecum im zweiten Septum interpretieren, wo das Siphonalrohr blind endet und dem Prosipho entsprechende Anheftungslamellen sich befinden, die allerdings nicht in die erste Kammer hineinreichen, sondern auf deren Abschluß enden. Das Siphoende ist in den Schliffbildern JELETZKYS (1966, 1980) gut zu erkennen.

Die Struktur der Septen, vom 3. an, wurde von MUTVEI (1964) als im wesentlichen perlmutterig erkannt. Hierbei ist nicht der plattige Typus der Perlmutterstruktur von *Nautilus* entwickelt, sondern vielmehr der der nadeligen Lamellenschicht (MUTVEI, 1964, BANDEL & BOLETZKY 1979, BANDEL, 1982), einer Sonderbildung der Perlmutter, welche nach bisheriger Kenntnis auf coleoide Cephalopoden beschränkt ist. Die komplexe Struktur der Septen und ihrer Kragen, wie sie JELETZKY (1966) beschrieb, ist für die Jugendsepten des untersuchten *Hibolithes* nicht nachweisbar.

Bei der Struktur des Kalzitrostrums ergibt sich, daß Vorstellungen zur primären Porosität diese Bildung, wie sie SPAETH (1975) entwickelt hat, für *Hibolithes* nicht zutreffen. Das Rostrum war dicht und eine im Fossil auftretende Porosität beruht auf dem Verschwinden der ursprünglich organischen Schichten, die mit den kalzitischen Schichten wechsellagerten. Die Vorstellung, daß das Kalzitrostrum der Belemniten ursprünglich aragonitisch gewesen sei (BARSKOV, 1970) erweist sich als irrig. Die Prismen des Rostrums sind sehr ähnlich den Prismen, welche die kalzitische *Argonauta*-Schale aufbauen und auch die apikale Mittelzone entspricht in ihrem Aufbau der Innenschicht der *Argonauta*-Schale.

MUTVEI (1964) stellte fest, daß es bei ectocochleaten Cephalopoden wie *Nautilus* keine Äquivalente zum Rostrum der Belemniten gibt. Das Äquivalent des Periostrakums von *Nautilus* hingegen fand er in der Lage zwischen Perlmutter der Konothek und dem Rostrum. Zur Ausdeutung der Homologien von Innenschalen-Strukturen und Außenschalen-Schichtfolgen muß man sich die ontogenetische Entwicklung der Schalendrüse vergegenwärtigen, wie sie bei allen conchiferen Mollusken in etwa gleichartiger Weise abläuft (BANDEL, 1982). Nur bestimmte Bereiche des sich aus der Schalendrüse entwickelnden Mantels können die unterschiedlichen Schichten wie Periostrakum, hochorganisierte Mineralschale (Perlmutter) und weniger organisierte Mineralschale (Aragonit- und Kalzitrostrum) abcheiden. Septen können also kein Periostrakum besitzen, wie z. B. BLIND (1980) behauptet, weil in ihrem Bildungsbereich kein Mantelrand zur Verfügung steht, in dessen Drüsengruben das Periostrakum sezerniert werden kann. Hierbei ist es gleichgültig ob der Schalenmantel vom Muskelmantel überdeckt ist, wie bei den Endocochleaten, oder ob er in einem freien Muskelmantel endet, wie bei allen außenschaligen Conchiferen. Das Drüsengewebe zur Produktion des Periostrakums ist in beiden Fällen vorhanden, im Gegensatz zur Meinung von MÜLLER-STOLL (1936), es kann aber kein

Rostrum produzieren, wie NAEF (1922) vermutete. Die Zuordnung der verschiedenen mineralischen Innenschichten zu bestimmten Epithelien läßt sich nicht durchführen (z. B. MÜLLER-STOLL, 1936; BARSKOV, 1973; JELETZKY, 1966) wie sich bei der Untersuchung von Schalenbildungsprozessen bei rezenten Mollusken herausstellte.

Die Diskussion der in der Literatur dargestellten Befunde und Interpretationen zeigt deutlich auf, daß es bei der Rekonstruktion der Ontogenese fossiler Gehäuse sehr darauf ankommt sowohl den aktualistischen Befund zu kennen, als auch die im Fossil vorhandenen Daten zu analysieren. Dabei darf nicht vergessen werden, daß immer auch eine Gesteinsdiagenese zu berücksichtigen ist. Dadurch entspricht nicht unbedingt jede Schicht des Fossils auch einer Schicht der ursprünglichen Schale. Am weitesten von der Wahrheit entfernt sind jene Modelle, die ganz losgelöst von der Kenntnis der Ontogenese rezenter Coleoiden ersonnen wurden. Es erweist sich als sehr nützlich, wenn man der Rekonstruktion einer Ontogenese der Schale immer die entsprechende Funktion hinterfragt. Bei der Rekonstruktion von Homologien, sei es verschiedener Schalenstrukturen (MÜLLER-STOLL, 1936, NAEF, 1922) oder Wände (JELETZKY, 1966) oder gar der Rostrumstrukturen (HANAI, 1952; STOLLEY, 1911; ABEL, 1916) sind die größten Mißinterpretationen vorgekommen.

Literatur

- ABEL, O. (1916): Paläobiologie der Cephalopoden aus der Gruppe der Dibranthiaten. — Jena (Fischer).
- BANDEL, K. (1977): Übergänge von der Perlmutter-schicht zu prismatischen Schichttypen bei Mollusken. — *Biominalisation* 9: 28—47; Stuttgart.
- (1981): The structure and formation of the siphuncular tube of *Quenstedtoceras* compared with that of *Nautilus* (Cephalopoda). — *N. Jb. Geol. Paläont., Abh.*, 161: 153—171; Stuttgart.
- (1982): Morphologie und Bildung der frühontogenetischen Gehäuse bei conchiferen Mollusken. — *Facies*, 7: 1—198; Erlangen.
- BANDEL, K. & BOLETZKY, S. VON (1979): A comparative study of the structure, development and morphological relationships of chambered cephalopod shells. — *The Veliger*, 21: 313—354; Berkeley.
- BANDEL, K. & SPAETH, CHR. (1983): Beobachtungen am rezenten *Nautilus*. — *Mitt. geol. Staatsinst. Hamburg*: im Druck.
- BARSKOV, I. S. (1970): Structure of the belemnite rostrum. — *Paleont. J.*, 4: 492—500; Tel Aviv.
- (1972): Mikrostruktur der skeletalen Schichten von Belemniten verglichen mit äußeren Schichten anderer Mollusken. — *Palaeont. J.*, 4: 492—500; Tel Aviv.
- (1973): Structure of protoconch and ontogeny of belemnites. — *Dokl. Akad. Nauk SSSR*, 208: 439—442; Moskau.
- BLIND, W. (1980): Über Anlage und Ausformung von Cephalopoden-Septen. — *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, 160: 217—240; Stuttgart.

- CHRISTENSEN, E. (1925): Neue Beiträge zum Bau der Belemniten. — N. Jb. Min., Geol. Paläont., Beil.-Bd., 51: 118—155; Stuttgart.
- DAUPHIN, Y. (1982): Analyse microstructurale d'un *Aulacoceras* (Mollusca—Coleoidea) juvénile du Trias de Turquie. — Paläont. Z., 56: 53—75; Stuttgart.
- (1983): Microstructure du phragmocone du genre triasique *Aulacoceras* (Cephalopoda—Coleoidea) — remarques sur les homologues des tissus coquilliers chez les Céphalopodes. — N. Jb. Geol. Paläont. Abh., 165: 418—437; Stuttgart.
- DONOVAN, D. T. (1977): Evolution of the dibranchiate cephalopoda. — Symp. zool. Soc. London, 38: 15—48; London.
- DZIK, J. (1981): Origin of the Cephalopoda. — Acta Palaeont. Polon., 26: 161—191; Warschau.
- GRANDJEAN, F. (1910): Le siphon des ammonites et des bélemnites. — Soc. géol. France, Bull., 4. Ser., 10: 496—519; Paris.
- HANAI, T. (1953): Lower Cretaceous Belemnites from Miyako District, Japan. — Jap. J. Geol. Geogr., 23: 63—80; Tokyo.
- JAEKEL, O. (1902): Thesen zur Organisation der Cephalopoden. — Z. dt. geol. Ges., Verh., 54: 67—101; Berlin.
- JELETZKY, J. A. (1966): Comparative morphology, phylogeny, and classification of fossil Coleoidea. — Paleont. Contr., Mollusca Art. 7: 1—162; Lawrence; Kansas.
- (1980): Dicoelid belemnites from the Toariaian — Middle Bajocian of Western and Arctic Canada. — Geol. Surv. Canada, Bull., 338: 1—41; Ottawa.
- KULICKI, C. (1979): The ammonite shell: Its structure, development and biological significance. — Palaeont. Polon., 39: 97—142; Warschau.
- MAKOWSKI, H. (1952): La faune callovienne de Lukow en Pologne. — Palaeont. Polonica, 4: 1—64; Warschau.
- MAPES, R. H. (1979): Carboniferous and Permian Bactritoidea (Cephalopoda) in North America. — Univ. Kansas Paleont. Contr., 64: 1—75; Lawrence, Kansas.
- MÜLLER-STOLL, H. (1936): Beiträge zur Anatomie der Belemnoidea. — Nova Acta Leopoldina, N.F., 4: 159—217; Halle/Saale.
- MUTVEI, H. (1964): Remarks on the anatomy of recent and fossil Cephalopoda. — Stockholm Contrib. Geol., 11: 79—102; Stockholm.
- (1971): The siphonal tube in Jurassic Belemnitida and Aulacocerida (Cephalopoda: Coleoidea). — Bull. geol. Inst. Univ. Upsala, N.S., 3: 27—36; Upsala.
- NAEF, A. (1921—28): Die Cephalopoden. — In: Fauna und Flora des Golfs von Neapel, 35. Monogr., 2 Bände; Neapel.
- (1922): Die fossilen Tintenfische. — Jena (Fischer).
- PRELL, H. (1921): Über die Schale von *Spirula* und ihren Verwandten. — Centralbl. Min., Geol. Paläont., 1921: 183—190, 215—222; Stuttgart.
- QUENSTEDT, F. A. (1845—49): Petrefactenkunde Deutschlands, Bd. 1, Die Cephalopoden, Text und Atlas. — Tübingen (Fues).
- SPAETH, CHR. (1975): Zur Frage der Schwimmverhältnisse bei Belemniten in Abhängigkeit vom Primärgefüge der Hartteile. — Paläont. Z., 49: 321—331; Stuttgart.
- STOLLEY, E. (1911): Beiträge zur Kenntnis der Cephalopoden der Norddeutschen Unteren Kreide. I. Die Belemniten der Norddeutschen Unteren Kreide. 1. Die Belemniten des Norddeutschen Gaults (Aptiens und Albiens). — Geol. Paläont. Abh., N.F., 10: 203—272; Jena.

STOLLEY, E. (1919): Die Systematik der Belemniten. — Jber. Niedersächs. geol. Verein Hannover, 11: 1—59; Hannover.

YOCHELSON, E. L. (1977): Agmata, a proposed extinct phylum of early Cambrian age. — J. Pal., 51: 437—454; Tulsa, Oklah.

Bei der Tübinger Schriftleitung eingegangen am 29. Juli 1983.

A n s c h r i f t e n d e r V e r f a s s e r :

Priv.-Doz. Dr. KLAUS BANDEL, Paläont. Institut, Loewenichstr. 28, 8520 Erlangen,
Dipl.-Geol. THEO ENGESER und Dipl.-Geol. JOACHIM REITNER, Institut und
Museum für Geologie und Paläontologie, Sigwartstr. 10, 7400 Tübingen 1.