

Klaus Bandel und Wolf-Christian Dullo

Zur Schalenstruktur fossiler und rezenter *Argonauta*-Gehäuse (Octopoda, Cephalopoda)

Summary

The microstructure of fossil *Argonauta* shells from Pleistocene sediments of the Red Sea and from Pliocene strata near Rimini (Italy) exhibit only little diagenetic alterations in comparison to recent ones. The function of the shell and the possible phylogeny is discussed.

Zusammenfassung

Die Schalenstruktur fossiler *Argonauta*-Gehäuse aus dem Pleistozän des Roten Meeres und aus dem Pliozän bei Rimini (Oberitalien) zeigt nur geringfügige Veränderungen gegenüber rezenten Schalen. Die Funktion der Schale und die Abstammung von *Argonauta* werden diskutiert.

Einleitung

Zu Beginn des vergangenen Jahres wurde unter Leitung des Instituts für Petrographie und Geochemie der Universität Karlsruhe eine Fahrt mit dem deutschen Forschungsschiff SONNE in das Rote Meer durchgeführt. Ziel dieser Fahrt war in erster Linie die Untersuchung der submarinen Basaltergüsse, die Aufschluß über die Entstehung des Roten Meeres liefern sollen. Zugleich wurden auch die sich rezent am Grund des Roten Meeres bildenden Sulfiderzschlämme untersucht. Ein Nebenprogramm beschäftigt sich mit den Tiefwasserkorallen, die derzeit von einem der Autoren (Dr. W.-Chr. DULLO) bearbeitet werden. Im Rahmen dieser umfangreichen Probennahmen unter Einsatz modernster Technik, wie Fernsehgreifer und Sedimentfallen, konnte auch ein Gehäuse der Cephalopode *Argonauta* geborgen werden. Es stammt aus 1500 m Wassertiefe (25° 22,5' N 36° 00,6'E).

Andere Molluskenproben aus entsprechender Tiefe zeichnen sich durch eine intensive Anbohrung der Schalen aus, die bis zum vollständigen Auslösen der Schalenstruktur führen kann. Zudem ist die überwiegende Zahl der Gehäuse braun verfärbt. Diese Mollusken-schalen bestehen alle aus Aragonit. Diese Modifikation des Calciumcarbonats wird offensichtlich stärker und häufiger angebohrt als Kalzit, was zu einer interessanten biogenen Diagenese führen kann (BANDEL und DULLO, 1985). Im Unterschied zu den aragonitschaligen Mollusken zeigt die aus Kalzit bestehende *Argonauta*-Schale nur geringfügige Veränderungen, wenngleich auch sie braun gefärbt ist. Die verschiedenen Karbonatmodifikationen sind somit ein wichtiger Primärfaktor, der für das Überlieferungspotential kalkschaliger Organismen von entscheidender Rolle ist (DULLO, 1983, a, b).

Durch das Entgegenkommen von Herrn Dr. SCHAIRER von der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie konnte ein fossiles Vergleichsstück aus dem Pliozän bei Rimini für diese Untersuchung mit herangezogen werden. Die rezente Schale stammt von einem Tier aus dem Golf von Lyon vor der Meeresstation Laboratoire Argo (Banyuls sur Mer), die von Herrn Dr. S. v. BOLETZKY gefangen und kurzfristig im Aquarium gehalten wurde. Zusätzlich konnten wir eine Schale eines Tieres untersuchen, welches auf Fuerteventura angespült und von Dr. K. BANDEL aufgesammelt wurde.

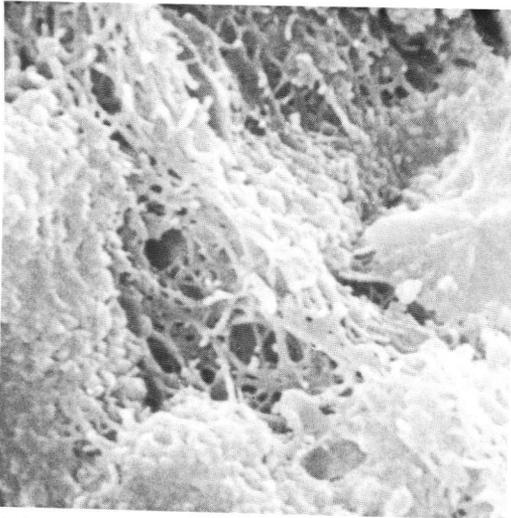


Abb. 1: Die Mittelschicht der rezenten *Argonauta*-Schale weist noch eine deutlich erkennbare organische Schalenkomponente auf. 5000 x.

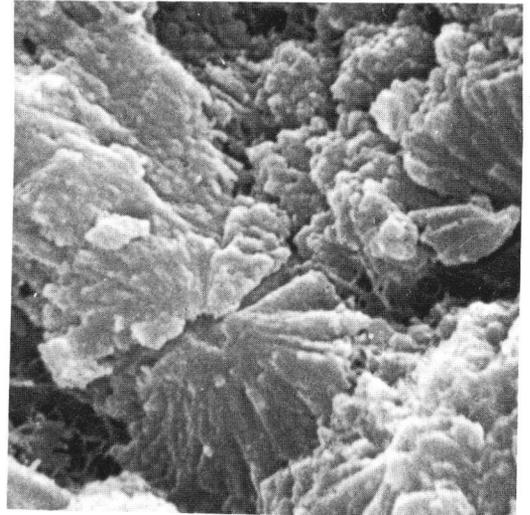


Abb. 2: Zwischen den organischen Fibrillen sind Sphaerulithe eingelagert. 5000 x.

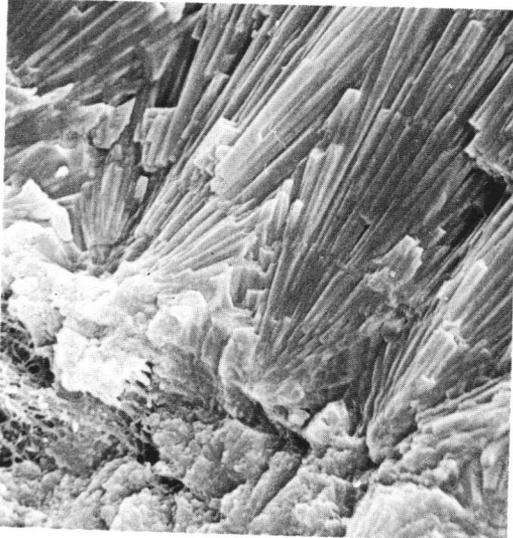


Abb. 3: Im Übergangsbereich von der Mittelschicht zur Innen- und Außenschicht finden sich Sphaerulithsektoren. 2800 x.

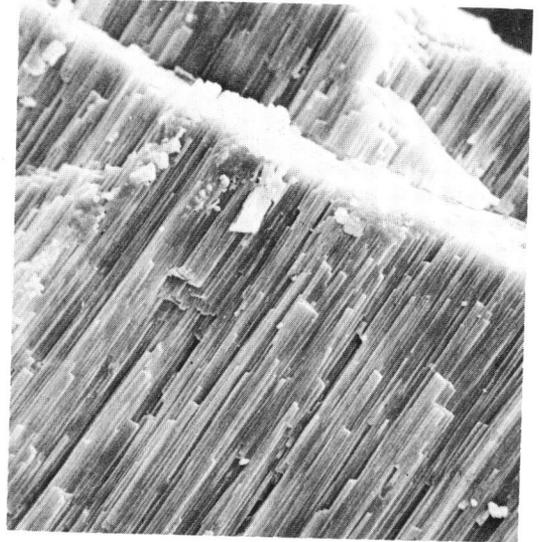


Abb. 4: Prismenstruktur der Außenschicht. 500 x.

Schalenstruktur

Beobachtungen: Die Modifikation des Calciumcarbonats in der *Argonauta*-Schale ist Kalzit. Drei Schichten lassen sich unterscheiden: Eine dickere, äußere, eine dünne, innere und eine dazwischen gelegene, sehr dünne Mittelschicht. Das Wachstum geht von dieser sehr dünnen Mittelschicht aus. Sie besteht aus organischen Fibrillen (Abb. 1), in welche sphaerulitisch aufgebaute Kalzitkügelchen (Abb. 2) eingelagert sind. Diese Kügelchen haben einen Durchmesser von 5–10 μm und setzen sich aus radial angeordneten Kalzitprismen zusammen. Die Dicke der Mittelschicht beträgt ungefähr 0,02 mm. Die Innen- und Außenschicht sind von der Mittelschicht aus gewachsen. Hierbei sind die Prismen der Kügelchen nach innen und außen weitergesproßt, wobei sich anfänglich Sphaerulithsektoren herausbilden (Abb. 3). Beim weiteren Dickenwachstum werden alle Kristallnadelrichtungen, die nicht senkrecht zur Schalenoberfläche ausgerichtet sind, in ihrem Wachstum unterdrückt, so daß schließlich eine Prismenschicht entsteht (Abb. 4).



Abb. 5: Die Mittelschicht der fossilen *Argonauta*-Gehäuse weist keine organische Komponente mehr auf. 4500 x.

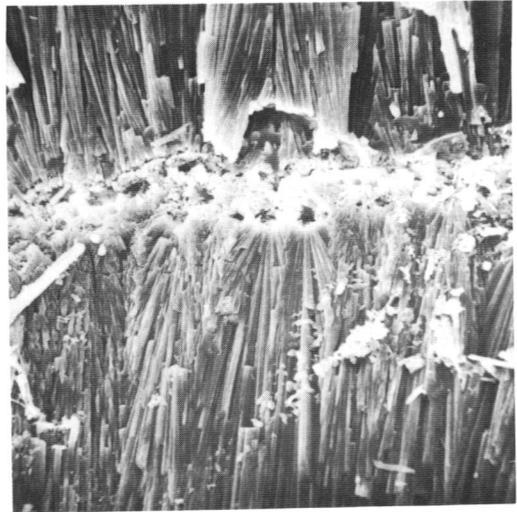


Abb. 6: In ihrer Dimension ist die Mittelschicht der pliozänen *Argonauta* identisch mit derjenigen rezenter Gehäuse. 200 x.



Abb. 7: Sphaerulithsektoren im Übergangsbereich der einzelnen Schichten der pliozänen *Argonauta*. 3000 x.

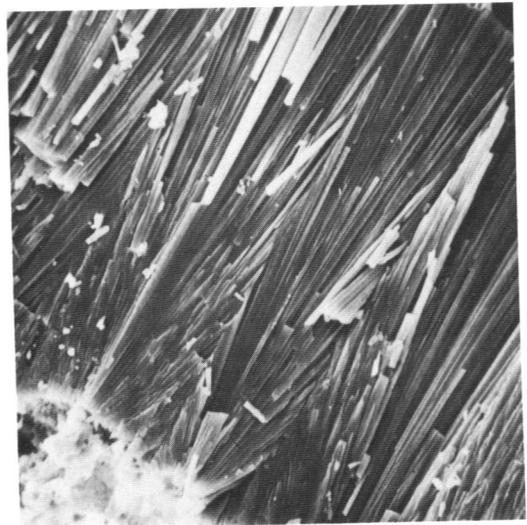


Abb. 8: Prismenschicht der pliozänen *Argonauta*.

Im Vergleich zur rezenten erwies sich die älteste *Argonauta*-Schale als praktisch unverändert. Der einzige Unterschied besteht darin, daß die organische Schalenkomponente vollkommen verschwunden ist (Abb. 5). Die Mittelschicht erwies sich ebenfalls als sehr dünn (Abb. 6); der Beginn der Innen- und Außenschicht besteht gleichermaßen aus Sphaerulithsektoren (Abb. 7) und die Nadelrichtung wird in diesen Schichten ebenfalls senkrecht zur Oberfläche (Abb. 8).



Abb. 9: Die Mittelschicht der pleistozänen *Argonauta*-Schale aus dem Roten Meer zeigt Sammelkristallisationserscheinungen in den Sphaerulithen. 3360 x.

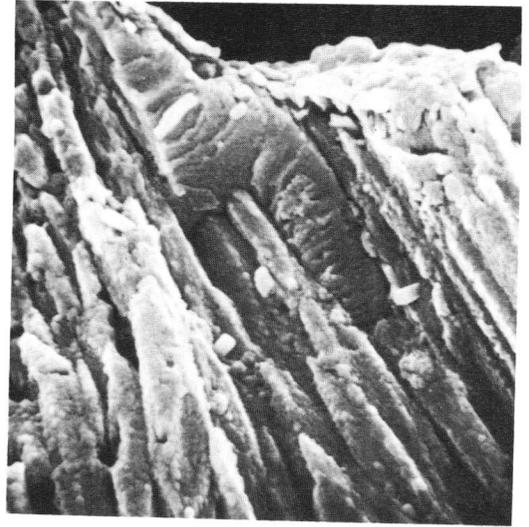
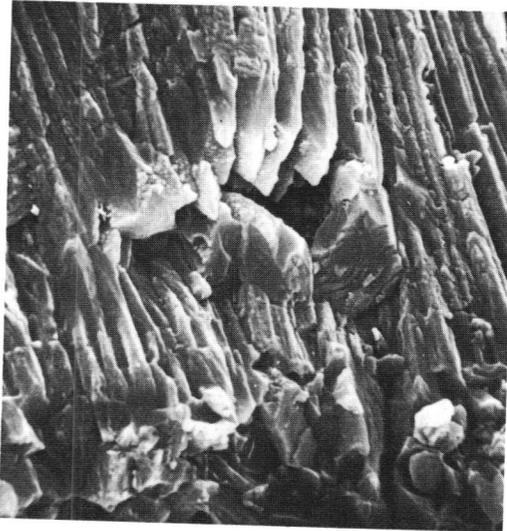


Abb. 10: Sammelkristallisation in der prismatischen Struktur in der Umgebung eines Bohrgangs. Pleistozäne Schale, Rotes Meer. 6400 x.



Die *Argonauta*-Schale aus dem Roten Meer zeigt hingegen einige, wenn auch geringe Veränderungen. Hier ist ebenfalls die organische Substanz der Mittelschicht verschwunden. Die dabei entstandenen Hohlräume sind durch diagenetischen Weiterwuchs der radial aufgebauten Kügelchen an deren Oberfläche zugewachsen (Abb. 9). Ferner sind die prismatischen Nadeln der Innen- und Außenschicht lokal durch Sammelkristallisation vergrößert. Dies ist besonders dort zu beobachten, wo bohrende Organismen in die Schale eingedrungen sind (Abb. 10). Einmal angelegte Bohrlöcher können sich auch durch Weiterwuchs der prismatischen Kristalle wieder schließen (Abb. 11).

Abb. 11: Durch prismatische Kristalle werden Bohrgänge während der Diagenese auch wieder verschlossen. Pleistozäne Schale, Rotes Meer – 3360 x.

Diskussion: Bei Molluskengehäusen tritt Kalzit nur untergeordnet auf. Die meisten Schalen bestehen aus der anderen Modifikation des Calciumkarbonats, dem Aragonit (BANDEL, 1981). Prismatische Strukturen, wie im *Argonauta*-Gehäuse, finden wir nur selten; etwa in den kalkigen Deckeln einiger Gastropoden. Unter den Cephalopoden tritt eine ähnliche Struktur im Rostrum der ausgestorbenen Belemniten auf. Wie BANDEL et al. (1984: Abb. 5) zeigten, besteht das Belemniten-Rostrum aus Kalzitprismen, die von einer zentralen Zone ausgehen. Die Zusammensetzung dieser Zone entspricht der Mittelschicht von *Argonauta*. Sie ist aber nicht flächig, sondern linear, fadenförmig ausgebreitet. Die Rostren der Belemniten haben ein großes Fossilisationspotential. Dies wird daraus ersichtlich, daß die ursprünglich aragonitischen Bestandteile des Belemnitenskeletts äußerst selten überliefert werden, während die Rostren in unterschiedlichsten Sedimenten erhalten geblieben sind. Von Seiten der Mineralogie besitzt *Argonauta* ebenfalls ein großes Fossilisationspotential. Die Zartheit der Schale steht dem aber entgegen, da sie mechanisch leicht zu zerstören ist. Eine Umlagerung würde diese Schale nicht überstehen, während Belemniten derartige Vorgänge sehr oft überstanden haben (Belemniten-Schlachtfelder).

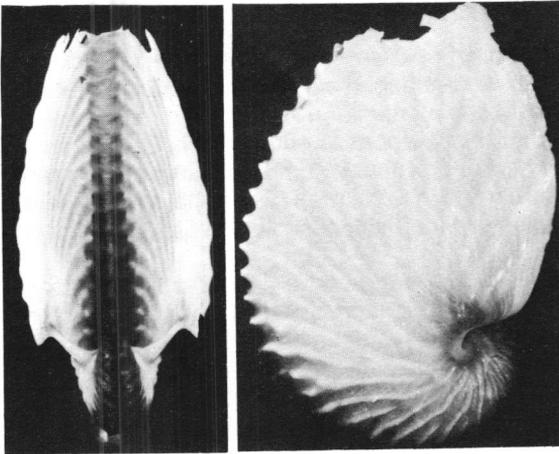


Abb. 12: *Argonauta argo* aus dem Mittelmeer – 0,86 x.

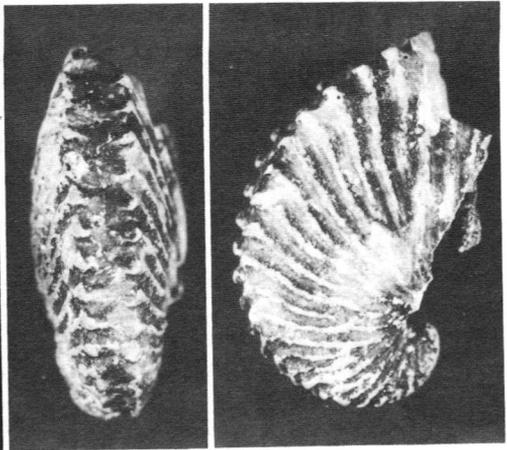


Abb. 13: *Argonauta argo* aus den pleistozänen Tiefwassersedimenten des Roten Meeres – 1,7 x.

Bildung und Morphologie der *Argonauta*-Schale

NAEF (1922: 287 ff) hat die Bildungsweise der *Argonauta*-Schale auf das genaueste beschrieben. Seinen Untersuchungen zufolge wird das Schälchen von einem besonderen Armpaar ausgeschieden. Dieses besitzt Hautfalten, welche mit Drüsen versehen sind. Die beiden Arme legen sich auf das Hinterende des vom Muskelmantel umgebenen Eingeweidesacks zurück und beginnen mit der Absonderung eines rasch erhärtenden Schalensekrets. Hierbei wird der Mantelsack als Form benutzt. Die erste Schalenanlage ist von mützenförmiger Gestalt und wird weiter ausgebaut, indem sich der drüsentragende Armteil um den freien Rand legt. „Der sie begleitende Hautsaum trägt kleinere Drüsenkomplexe und bildet damit weiterhin eine innere (dünnere) Schalenschicht, während die sonst gleichartige, stärkere, äußere von dem breiten Drüsenstreifen der Schalenhaut erzeugt wird“ (l.c.: 289).

Die Bildung der Schale von *Argonauta* ist vollkommen von der anderer Mollusken unterschieden. Das schalenbildende Gewebe ist bei anderen Molluskengehäusen der Mantel, der den gesamten Eingeweidesack umgibt. Ein solcher Mantel bildet sich zwar bei *Argonauta* auch aus, scheidet aber keine Schale mehr ab. *Argonauta* ist ferner in der Lage, ihre Schale zu verlassen und wieder in sie zurückzukehren (l.c.).

Die ältesten *Argonauta*-Schalen stammen aus dem Miozän (l.c.) und ähneln in ihrer Gestalt weitgehend den rezenten Formen, von denen die drei Arten *Argonauta argo*, *A. pacifica* und *A. hians* bekannt sind. Diese drei sind einander außerordentlich ähnlich. Das gleiche können wir auch von den hier vorgestellten Formen sagen. Ein Vergleich zwischen *Argonauta argo* aus dem Mittelmeer (Abb. 12) mit der fossilen Form aus dem Roten Meer (Abb. 13) zeigt fast identische Berippungsmuster und Schalenformen. Die jungtertiäre Form aus Oberitalien ist plattgedrückt und somit in ihrer Form nicht mehr rekonstruierbar, sie gleicht aber hinsichtlich ihrer Berippung den beiden anderen (14, 15).



Abb. 14: *Argonauta hians* aus dem Pliozän von Ponte bei Rimini.

Funktion und Abstammung

In Hinblick auf ihre Funktion weicht die Schale von *Argonauta* von allen anderen Molluskenschalen ab; sie dient nämlich der Brutpflege. Nur die Weibchen scheiden eine bis zu 20 cm große Schale aus, während die Männchen eine solche nicht bilden können und nur bis zu 1 cm Größe erreichen. Nach NAEF (1922) beginnt das Weibchen sehr früh sein Gelege im Dach der Schale (Papierboot, Kahn) zu befestigen, und produziert im Laufe seines einjährigen Lebens Hunderttausende von Eiern. Diese sind beim Schlüpfen für Cephalopoden sehr klein. Sie messen nur 1,4 mm, während zum Beispiel eine frisch geschlüpfte *Sepia officinalis* 9 mm lang ist (BANDEL & BOLETZKY 1979).

Über die Abstammung von *Argonauta* gibt es nur Vermutungen. Eine besonders elegante Hypothese wurde von NAEF (1921–28, 1922) vorgestellt. Er nahm sich bestimmte Einsiedlerkrebse zum Modell, bei denen es Arten gibt, die mit Hilfe symbiontischer Coelenteraten eine zu klein gewordene Gastropodenschale vergrößern können. Octopoden nutzen Höhlen für ihre Brutpflege. Die Vorfahren von *Argonauta* könnten in driftenden Ammonitengehäusen passende Bruthöhlen gefunden haben. Beim Aussterben der Ammoniten könnten sich solche Octopoden, die sich diesem Lebensraum angepaßt haben, eventuell mit der Neubildung der Bruthöhle beholfen haben, wobei NAEF sogar bemerkt, daß bestimmte Skulpturelemente oberkretazischer Ammoniten im Schalenbildungsprogramm von *Argonauta* auftreten. Solange wir aber keine stratigraphisch vermittelnden Formen haben, bleibt dies lediglich eine schöne Hypothese.

Dank

Die Untersuchung wurde durch die vom BMFT finanzierte Forschungsfahrt 29 der SONNE (Projekt R 341) ins Rote Meer ermöglicht, die unter Federführung des Instituts für Petrographie und Geochemie, Karlsruhe (Prof. Dr. H. PUCHELT) stand. Der Deutschen Forschungsgemeinschaft (Du 129–1) danken wir für finanzielle Unterstützung.



Abb. 15: Gegenplatte von *A. hians* aus Abb. 14. – 1,1 x.

Literatur

- BANDEL, K. (1981): Struktur der Molluskenschale im Hinblick auf ihre Funktion. – Paläont. Kursbücher, 1, 25–47, München.
- BANDEL, K. & BOLETZKY, S.V. (1979): A comparative study of the structure, development and morphological relationships of chambered cephalopod shells. – The veliger 21, S. 313–354, 99 Abb., Berkeley.
- BANDEL, K., ENGESER, T. und REITNER, J. (1984): Die Embryonalentwicklung von *Hibolithes* (Belemnitida, Cephalopoda). – N. Jb. Geol. Paläont. Abh. 167, 257–303, Stuttgart.
- BANDEL, K. und DULLO, W.-Chr. (1985): Biogene Schalenumwandlung an subfossilen, pelagischen Gastropoden des Roten Meeres. – N. Jb. Geol. Paläont. Mh., im Druck, Stuttgart.
- DULLO, W.-Chr. (1983a): Fossilidiagenese im miozänen Leithakalk der Paratethys Österreichs: Ein Beispiel für Faunenverschiebungen durch Diageneseunterschiede. – Facies 8, 1–115, Erlangen.
- DULLO, W.-Chr. (1983b): Zur Diagenese aragonitischer Strukturen am Beispiel rezenter und pleistozäner Korallenriffe des Roten Meeres. – Natur und Mensch, Jahresmitteilung 1982, 109–115, Nürnberg.
- NAEF, A. (1921–28): Die Cephalopoden. – In: Fauna und Flora des Golfs von Neapel, 35. Monogr., 2 Bände; Neapel.
- NAEF, A. (1922): Die fossilen Tintenfische. – Jena (Fischer).

Anschrift der Verfasser:

Prof. Dr. Klaus Bandel
Institut für Geologie und Paläontologie
Bundesstraße 55

D-2000 Hamburg

Dr. Wolf-Christian Dullo,
Institut für Paläontologie
Loewenichstr. 28

D-8520 Erlangen