

Paläont. Z.	49	3	332—343	Stuttgart, September 1975
-------------	----	---	---------	---------------------------

Farbmuster auf jurassischen Belemniten-Rostren

REINER JORDAN, LIESELOTTE SCHEUERMANN, Hannover und
CHRISTIAN SPAETH, Hamburg*

Mit Tafel 23—24 und 3 Abbildungen im Text

Zusammenfassung: Farbmuster auf Belemniten-Rostren werden erstmalig beschrieben. Diese Strukturen wurden an Belemniten der Gattung *Megateuthis* aus dem mittleren Dogger Nord- und Süddeutschlands beobachtet. Die Farbmuster treten nur an adulten Exemplaren auf, und zwar in folgender zeitlicher Reihenfolge: zuerst auf der dorsalen, dann auf der ventralen Seite, zuletzt auch auf den Flanken.

Die Farbmuster lassen vermuten, daß das Rostrum im adulten Stadium nur von einem dünnen (durchscheinenden) Mantel bedeckt war oder — was wahrscheinlicher ist — daß das Rostrum sogar zeitweilig freigelegen hat. Vor allem für letzteres sprechen die Anbohrungen an mehreren Rostren, wahrscheinlich durch Pilze oder Algen verursacht, welche auf Grund ihrer gesetzmäßigen Lage während der Lebenszeit des Belemniten stattgefunden haben dürften. Ähnliche Anbohrungen durch Cirripedier sind bereits von anderer Seite beschrieben worden.

Innerhalb der einzelnen Farbmuster konnten fossile Bakterien nachgewiesen werden.

Abstract: Colour patterns have been observed in belemnites of the genus *Megateuthis* from the middle Jurassic of North and South Germany. They are present only in adult specimens, appearing first on the dorsal and then on the ventral side, and, finally, on the flanks.

This suggests that the rostrum at this stage was covered only by a thin (translucent) layer of soft tissue. More probably, the rostrum was temporarily uncovered, as indicated by the presence of borings of fungi or algae on several rostra. The regular distribution of these borings suggests pre-mortem infestation of the belemnites. Fossil bacteria have also been found within the individual colour patterns.

1. Einleitung

Bei den Mollusken sind Färbungen des Weichkörpers und der Außenschale weit verbreitet. Sie haben eine große Bedeutung als Tarnfarben zum Schutz vor den zahlreichen Feinden.

Über die Färbung der Gehäuse rezenter Mollusken liegt ein umfangreiches Schrifttum vor. Während sich die meisten dieser Arbeiten mit dem Erscheinungsbild, den Mustern, ihrer Tarnfunktion usw. beschäftigen (z. B. FOX 1953, PORTMANN 1956), liegen überraschenderweise über die Ursachen der Färbungen, über die Pigmente, »Struktur«-Farben usw. der Gehäuse nur wenige Angaben vor (siehe auch OPPENHEIM 1918, S. 390). Dagegen behandeln zahlreiche Veröffentlichungen die chemische Zusammensetzung der Farbkörper in den Weichkörpern von Mollusken (siehe FOX 1953).

Die rezenten Dibranchiata (Cephalopoda) zeichnen sich durch intensive Färbung und zusätzlich durch die Fähigkeit zu raschem Farbwechsel in Anpassung an die Färbung des Untergrundes aus (FLOREY 1969; KÜHN 1950, SCHÄFER 1938).

* Anschriften der Verfasser: Dr. R. JORDAN, Niedersächsisches Landesamt für Bodenforschung, 3 Hannover-Buchholz, Alfred-Bentz-Haus; Dipl.-Phys. L. SCHEUERMANN, Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe, 3 Hannover-Buchholz, Alfred-Bentz-Haus; Dr. CHRISTIAN SPAETH, Geol.-Paläont. Institut der Universität, 2 Hamburg 13, Bundesstraße 55.

Auch über Färbungen und Farbmuster an Gehäusen fossiler Mollusken liegt ein reiches Schrifttum vor (Zusammenfassungen bei DEECKE 1917; FOERSTE 1930; OPPENHEIM 1918). Uns interessieren in diesem Zusammenhang vor allem Arbeiten über Farbspuren an fossilen Cephalopoden, beispielsweise an Orthoceren (FLOWER 1939; FOERSTE 1930; RUEDEMANN 1919, 1921) und Ammoniten (ARKELL u. a. 1957; PINNA 1972; REYMENT 1957; SCHINDEWOLF 1931; SPATH 1935). Aber auch diese Arbeiten beschreiben im wesentlichen nur die Färbungen und Muster, ohne deren Ursachen befriedigend erklären zu können.

An Belemniten dagegen sind bislang keine Farbmuster beobachtet worden (ABEL 1916; JELETZKY 1966; MÜLLER, A. H. 1960; MÜLLER-STOLL 1936; NAEF 1922; PUGACZEWSKA 1961; QUENSTEDT 1846—49; SCHWEGLER 1961—1971; STOLLEY 1919). Diese Tatsache stimmt gut mit der allgemeinen Vorstellung von der ständigen Bedeckung des Belemniten-Rostrums durch den Weichkörper (Mantel) überein (Ausnahme: SEILACHER 1968). Daher wird es schwierig, die jetzt beobachteten, mit großer Wahrscheinlichkeit als Farbmuster zu deutenden Strukturen mit dieser Lehrmeinung in Einklang zu bringen.

2. Fundmaterial

An rund 30 Exemplaren der Gattung *Megateuthis* BAYLE & ZEILLER 1878 aus dem Mittleren Dogger Nord- und Süddeutschlands wurde eine in ihrem Erscheinungsbild übereinstimmende Musterung auf den Belemniten-Rostren beobachtet. Die vorliegenden Exemplare verteilen sich auf folgende Fundorte:

1. 19 Exemplare: Straßeneinschnitt Mühlenberg, Bl. Hannover, 3624; Bajocium; Slg. B.G.R./N.L.f.B. Hannover, u. a. Orig.-Nr. b 550—554, siehe Taf. 23, 24.
2. 1 Exemplar: Hildesheim, Bl. Hildesheim, 3825; Bajocium (*bifurcatum*-Zone); Slg. B.G.R./N.L.f.B. Hannover.
3. 3 Exemplare: Wätzum, eh. Tongrube; Bl. Sarstedt, 3725; Oberes Aalenium — Unteres Bajocium; Slg. B.G.R./N.L.f.B. Hannover.
4. 1 Exemplar: Schacht Ohlendorf, 8. Sohle, Bl. Salzgitter-Bad, 3928; Bajocium; Slg. B.G.R./N.L.f.B. Hannover.
5. 3 Exemplare: Umgehungsstraße Goslar, Bl. Goslar, 4028; Bajocium; Slg. B.G.R./N.L.f.B. Hannover.
6. 2 Exemplare: Wolfsburg, Breslauer Straße, Bl. Fallersleben, 3530; Bajocium; Slg. B.G.R./N.L.f.B. Hannover.
7. 1 Exemplar: Ledde bei Tecklenburg; Bl. Tecklenburg, 3712; Bajocium; Slg. Geol.-Paläont. Inst. Univ. Münster.
8. 1 Exemplar: Eningen u. A., Bl. Reutlingen, 7521, Württemberg; Bajocium (»Hamiten-Ton«, Oberer Dogger Delta); Slg. Staatl. Mus. für Naturkunde, Stuttgart/Ludwigsburg.
9. 1 Exemplar: Streichen bei Balingen, Bl. Thanheim (Balingen), 7719, Württemberg; Bajocium (Unterer Dogger Delta); Slg. Staatl. Mus. für Naturkunde, Stuttgart/Ludwigsburg.

Zahlreiche Funde mit dem gleichen bilateral symmetrischen Typ der Musterung aus verschiedenen Fundorten sprechen gegen die Möglichkeit einer aberranten »Anomalie«. Auch die Erhaltung der Muster unter unterschiedlichen diagenetischen Bedingungen ist von Bedeutung: Die Funde aus Hannover sind mit Ammoniten in noch primärer aragonitischer Erhaltung vergesellschaftet, was auf eine geringe bis fehlende diagenetische Beanspruchung deutet. Für die Funde aus Ledde bei Tecklenburg und aus Streichen bei Balingen muß dagegen mit einer diagenetischen Beanspruchung gerechnet werden. Damit scheidet eine diagenetisch bedingte Entstehung der Strukturen aus. Auch eine postmortale Entstehung am Meeresgrund vor der Einbettung scheidet durch die bilateral symmetrische Anordnung der Muster aus. Vieles spricht auch gegen die Annahme, es handele sich um Anheftungsarben des Mantels auf dem Rostrum, so z.B. das Auftreten nur bei adulten Exemplaren und die Art der Musterung, die sehr an die Tarnfärbung

des rezenten *Nautilus* (Abb. 3) und der rezenten *Sepia* erinnert. Die Strukturen müssen primär während der Lebenszeit des Belemniten angelegt worden sein. Weitere Kriterien ergeben sich aus den Ausführungen der nächsten Seiten. Es wird daher im folgenden bei der Besprechung der Strukturen unter Vorbehalt stets von »Farbmustern« die Rede sein.

Eine Bearbeitung der Gattung *Megateuthis* BAYLE & ZEILLER 1878 für Nordwestdeutschland, die vom Oberen Aalenium an bis ins Obere Bajocium (Dogger beta bis Dogger unter-epsilon) auftritt, und ihre Abgrenzung gegen nah verwandte Gattungen ist bereits in Angriff genommen worden. Dieser Bearbeitung soll nicht vorgegriffen werden, so daß die Bestimmungen für die vorliegende Arbeit allgemein mit *Megateuthis* sp. erfolgte. Hierbei dürften die meisten Exemplare der *Megateuthis gigantea* (SCHLOTHEIM) nahestehen.

3. Die Farbmuster

Abb. 1, 2; Taf. 23, Fig. 1—7; Taf. 24, Fig. 1—8)

Die Beobachtung der Farbmuster mit bloßem Auge bei den rund 30 Exemplaren der Gattung *Megateuthis* ergibt (siehe Abb. 1):

1. Die Anordnung der Farbmuster ist bilateral symmetrisch (Taf. 23, Fig. 1—4).
2. Die dorsal gelegenen Muster zeigen eine mehr wellenförmige Zeichnung (Taf. 23, Fig. 1, 7; Taf. 24, Fig. 1—7), wobei der konvexe Bogen auf das Apikalende zeigt (Taf. 24, Fig. 1, 2). Die Musterung ist vergleichbar der dorsalen Zeichnung bei der rezenten *Sepia* oder bei dem rezenten *Nautilus* (siehe Abb. 3). Sie ist dorsal intensiver als die Musterung der Ventralseite.
3. Die ventral gelegene Musterung ist überwiegend punktförmig und weniger intensiv (Taf. 23, Fig. 4, 5, 6).
4. Die Musterung läßt allgemein auf das Apikalende zu nach.
5. Die Muster treten bei Megateuthiden mit und ohne Epirostrum auf.
6. Die Muster treten nur bei adulten Exemplaren auf (siehe Abb. 2).
7. Es ist eine zeitliche Abfolge in der Anlage der Muster festzustellen: Zuerst werden sie dorsal, dann ventral, zuletzt auch auf den Flanken angelegt.
8. Primär sind die Muster dunkler als der sie umgebende Calcit (Taf. 24, Fig. 1, 2, 3, 7). Erst die Verwitterung, die bevorzugt in den Mustern angreift, führt zur gegenüber der Umgebung helleren Farbe der Muster (Taf. 23, Fig. 1—4, 7).
9. Daraus folgt, daß in den Mustern der Calcit »anders« ausgebildet ist als in der Umgebung.

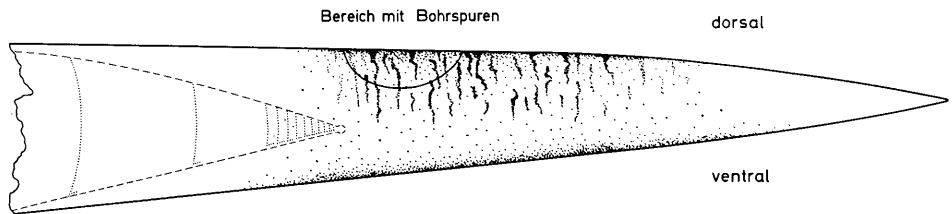


Abb. 1. *Megateuthis* sp., Dogger, mit dorsal wellenförmigem und ventral punktförmigem Farbmuster. Schwächere Musterung auf den Flanken. Dorsal der Bereich mit Anbohrungen des »lebenden« Rostrums.

Fig. 1. *Megateuthis* sp., Middle Jurassic, with dorsal wave-like and ventral dot-like colour patterns. Weaker patterns on the flanks. On the dorsal side is shown the area of the rostrum with borings made when the belemnite was alive.

10. Neben den Mustern tritt vor allem ventral eine »Längs-Runzelung« der Rostrum-Oberfläche auf (Taf. 23, Fig. 5, 6).
11. An mehreren Rostren treten auf der Ventralseite im Bereich der Farbmuster an der gleichen Stelle Bohrspuren auf (Abb. 1; Taf. 24, Fig. 7), die auf Anbohrungen während der Lebenszeit des Belemniten, wahrscheinlich durch Pilze oder Algen verursacht, zurückgeführt werden müssen. Hierauf wird an anderer Stelle näher eingegangen.
- Aus den angeführten Beobachtungen ergibt sich, daß es sich bei der vorliegenden Musterung um primäre Bildungen am lebenden Belemniten-Rostrum handeln muß.

Von Interesse ist, daß HUXLEY 1864, in einer kleinen Arbeit auf Taf. 1, Fig. 3 a, b, c einen »*Belemnites elongatus*« aus dem oberen Lias "with a wrinkled cuticle" abbildet. Diese »Oberhaut« zeigt im vorderen Teil des Rostrums eine Längsrunzelung, die in Annäherung an das Apikale in Grate und Tuberkeln übergeht. Diese Erscheinung ist auf der dorsalen Seite ausgeprägter als auf der ventralen!¹

Bei lichtmikroskopischer Betrachtung (Dr. W. KNABE, B.G.R.) zeigt sich im dorsalen Randbereich eines Querschnitts von *Megateuthis* sp. (Abb. 2) eine räumliche Tiefenerstreckung der Farbstrukturen in den äußeren Anwachsungen des adulten Rostrums. Die in der Querschnittsaufnahme wolkig umgrenzt erscheinenden Farbstrukturen treten besonders kontrastreich an den Grenzen einzelner aufeinanderfolgender Anwachsungen (Wachstumsstagnationen?) hervor, während sie in den helleren breiteren Zwischenlagen zurücktreten.

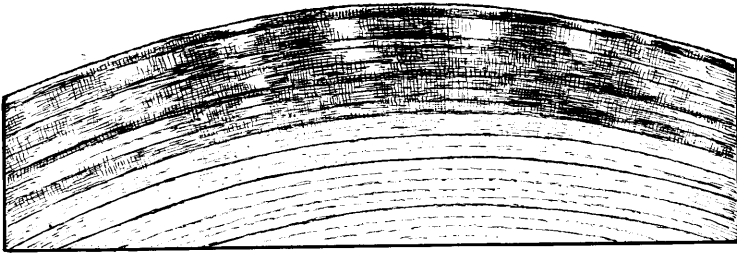


Abb. 2. Querschnitt im Dorsalbereich von *Megateuthis* sp., nach lichtmikroskopischer Farbaufnahme von W. KNABE (Orig. Nr. b 551, vergl. Taf. 24, Fig. 1). Die Musterung beginnt erst im adulten Stadium, die einzelnen Farbstrukturen zeigen eine räumliche Erstreckung in die Tiefe.

Fig. 2. Cross-section through the dorsal part of *Megateuthis* sp.; drawn from a colour photograph taken with an optical microscope by W. KNABE (Orig. No. b 551; see Plate 24, Fig. 1). The patterning begins in the adult stage; the individual colour structures extend into the rostrum.

Raster-elektronenmikroskopische Aufnahmen der äußeren Rostrum-Oberfläche von *Megateuthis* sp. zeigen im Bereich einzelner Farbstruktur-Elemente eine unterschiedliche Beschaffenheit der Oberfläche (Taf. 23, Fig. 5, 6; Taf. 24, Fig. 3—6).

Die beiden Abbildungsfolgen auf Taf. 23 und Taf. 24 lassen im Bereich der streifenförmigen (dorsalen) oder mehr rundlichen (ventralen) Farbstrukturen ein gegenüber der unmittelbaren Umgebung glatteres Mikrorelief erkennen. Die rundlichen Farbstrukturen werden von einer schwach ausbiegenden primären Längsrunzelung der Rostrumoberfläche (Taf. 23, Fig. 5, 6) umgeben. Bei den mehr streifenförmigen Farbstrukturen der

¹ Durch freundliche Vermittlung von Herrn CHR. WOOD, London, ist uns das Original kürzlich zugänglich gemacht worden. Es kann hier jedoch noch kein Ergebnis der vergleichenden Analyse der Phänomene vorgelegt werden.

Dorsalseite zeigt sich ein stärkeres Hervortreten der radial verlaufenden, polyedrisch umgrenzten Calcit-Kristallbündel (Taf. 24, Fig. 3—5). Beide Arten von Farbstrukturen lassen unter dem Rasterelektronenmikroskop eine Einsenkung gegenüber der umgebenden Rostrumoberfläche erkennen. Im Fall der streifenförmigen Farbstrukturen (Taf. 24, Fig. 3—6) ist die Wirkung von postmortalen Korrosionsvorgängen nicht auszuschließen.

Bei der raster-elektronenmikroskopischen Betrachtung von Bruchquerschnitten durch Farbstrukturen hindurch wurden weder Pigmentkörner noch Gefügeunterschiede zwischen den Bereichen innerhalb und außerhalb der Strukturen beobachtet.

Parallel zu den Untersuchungen am Belemniten-Rostrum wurden rezente Muschel- und Schneckenschalen sowie die des rezenten *Nautilus* unter dem Rasterelektronenmikroskop untersucht, um die Lage und Struktur von Pigmentkörpern in diesen Schalen zu beobachten. Diese Bemühungen hatten keinen Erfolg.

Bei der Durchstrahlungs-Elektronenmikroskopie zeigt die Elektronenbeugung, daß abgeschabte Rostrumsubstanz aus den Bereichen ohne Farbstrukturen schärfere Beugungsringe aufweist als die aus den Bereichen mit Farbstrukturen. Hieraus kann man schließen, daß der Calcit im Bereich ohne Farbstrukturen geregelter kristallisiert ist als der im Bereich mit Farbstrukturen.

Für die Abbildung im Durchstrahlungs-Elektronenmikroskop wurde abgeschabte Rostrum-Substanz — sowohl aus dem Bereich der Farbstrukturen als auch aus dem Bereich außerhalb der Farbstrukturen — mit 2 verschiedenen Methoden untersucht. Zum einen wurde die abgeschabte Substanz mit 5 %iger HCl behandelt und der nicht in HCl lösliche Rückstand betrachtet. Zum anderen wurde von der abgeschabten Substanz ein Kohleüllabdruck hergestellt, der anschließend in 5 %iger HCl gebadet wurde. Beide Methoden zeigen einen Unterschied zwischen den Bereichen mit und ohne Farbstrukturen: bei 3 untersuchten Rostren wurden nur in Gebieten mit Farbstrukturen winzige Gebilde von $0,2-7 \mu$ — die meisten um 1μ — festgestellt (Taf. 24, Fig. 8). Bei der dunklen Substanz in den winzigen Gebilden handelt es sich nicht um ein leicht lösliches Bitumen: Die elektronenmikroskopischen Präparate wurden 1 Tag in Benzol und 1 Tag in Pyridin von Zimmertemperatur gelegt, ohne daß Lösungserscheinungen auftraten. Andererseits schließen lichtoptische Untersuchungen eines Anschliffes und eines Dünnschliffes aus, daß es sich bei der dunklen Substanz um Pyrit handelt. Glühversuche (2 Stunden, 600°C) an Farbstrukturen von *Megateuthis* sp. (Taf. 24, Fig. 1) ergaben eine Entfärbung (weiß) des umgebenden Calcits und eine schwarzbraune Färbung der Strukturen. Damit ist belegt, daß die heutige Färbung nicht auf Strukturfarben beruht.

Nach freundlicher Mitteilung von Herrn Prof. SCHWARTZ, Stöckheim/Braunschweig, dürften die winzigen Gebilde Bakterien sein, die auf jeden Fall jünger als das Rostrum sind. Demnach ist anzunehmen, daß die Bakterien postmortal in das am Meeresgrund liegende Belemniten-Rostrum eingedrungen sind und zwar nur in den Bereich der Farbstrukturen, da dort offensichtlich bevorzugt organische Substanz vorgelegen hat. Die heutige Dunkelfärbung der Farbmuster könnte damit auf das massenhafte Vorhandensein derartiger dunkelgefärbter fossiler Bakterien zurückzuführen sein.

4. Die Funktion als Farbmuster

Ein Vergleich der beschriebenen Farbmuster der Belemniten-Rostren mit denen des Weichkörpers bei der rezenten *Sepia* (KÜHN 1950; SCHÄFER 1938) oder dem des Gehäuses der rezenten Nautiliden (Abb. 3 und COWEN u. a. 1973) legt ihre Funktion als Tarnfärbung nahe. Hierfür spricht nicht nur die Art des Musters, sondern auch ihr verstärktes Auftreten auf der Dorsalseite (siehe Abschn. 3, Punkt 2, 3, 7).

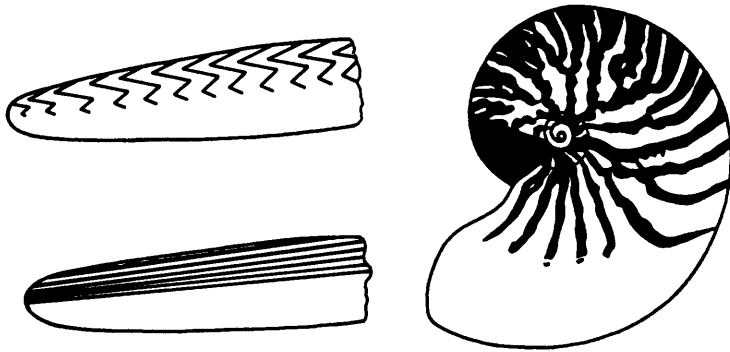


Abb. 3. Tarnfärbung bei zwei paläozoischen Orthoceren und beim rezenten *Nautilus* (nach AGER 1963 u. a.).

Fig. 3. Camouflage in two Paleozoic orthocerids and in the Recent *Nautilus* (from AGER 1963 and others).

Damit ist auch bei den Belemniten offensichtlich das sog. »Thayersche Prinzip« verwirklicht (siehe PORTMANN 1956, S. 26), womit die im Tierreich zur Tarnung, Aufhebung des Körperschattens weit verbreitete Erscheinung der dunkelgefärbten Oberseite gegenüber der helleren Unterseite bezeichnet wird. Andererseits ergibt sich aber auch durch die unterschiedliche Färbung der Dorsal- und Ventralseite des Rostrums ein deutlicher Hinweis auf eine horizontale Lebensweise der hier untersuchten Belemniten (vergl. hierzu die Lebensweisen der rezenten Cephalopoden: DENTON & GILPIN-BROWN 1973; MANGOLD-WIRZ 1963; MANGOLD-WIRZ & FIORONI 1970). Schließlich dürfen wir annehmen, daß die Färbung des Rostrums mit der des Weichkörpers in etwa übereingestimmt hat.

Für die Deutung der Farbmuster als Tarnfärbung setzen wir voraus, daß das Rostrum im adulten Stadium entweder dauernd von einem nur dünnen durchscheinenden Mantel bedeckt war oder möglicherweise in den Phasen einer Wachstumsstagnation völlig frei gelegen hat. Andererseits gibt es heute bei den Gastropoden, Lamellibranchiaten und Brachiopoden durchaus Beispiele, bei denen eine vorhandene intensive Färbung des Gehäuses normalerweise kaum zur Wirkung gelangt, sei es, daß das Tier eine grabende Lebensweise besitzt, sei es, daß das Periostracum dick und undurchsichtig ausgebildet ist.

Eine Deutung der Muster als Anheftungsnarben des Mantels dürfte nach den vorangegangenen Ausführungen wenig Aussicht haben.

Es ist bekannt, daß die heutigen Dibranchiaten zahlreiche Feinde haben, so vor allem die Raubfische. Ähnliches dürfte für die fossilen Belemniten gegolten haben, liegen doch Angaben über Bißspuren am »lebenden« Rostrum in der Literatur vor (HÖLDER 1955, 1973) und zeigt doch das berühmte *Hybodus*-Skelett aus dem Lias epsilon von Holzmaden einen Mageninhalt von ca. 200 Rostren. Somit erscheint eine Tarnfärbung der Belemniten zweckvoll gewesen zu sein.

Von Bedeutung sind in diesem Zusammenhang Bohrspuren im Bereich mit Farbmustern (Abb. 1; Taf. 24, Fig. 7), die wahrscheinlich durch Pilze oder Algen (BROMLEY 1970) verursacht worden sein dürften. Die übereinstimmende Lage des Befalls auf der Dorsalseite, in etwa oberhalb der Anfangskammer, bei insgesamt 4 Exemplaren (Abb. 1) läßt den Schluß zu, daß er zu Lebzeiten der Belemniten stattfand. Damit aber erhält die Vorstellung einer geringen oder gar temporär fehlenden Weichteilbedeckung des

Rostrums im adulten Stadium eine entscheidende Stütze. In gleicher Richtung geht die Beobachtung von SEILACHER 1968, welcher den Befall des Rostrums durch bohrende Cirripedier während der Lebenszeit des Belemniten bei verschiedenen Gattungen aus dem Jura und aus der Kreide beschreibt.

Die Diskussion um die aus den Bohrlöchern abgeleitete Haupt-Schwimmrichtung der Belemniten (PETRICONI 1971) soll uns nicht näher beschäftigen. Das gleiche gilt für das umfangreiche Schrifttum über postmortale Anbohrungen der Belemniten-Rostren, u. a. gerade bei der Gattung *Megateuthis* (HÖLDER 1972).

Es sei vorläufig dahingestellt, ob man die einzelnen Strukturen vor allem die rundlich-ovalen Gebilde (Taf. 23, Fig. 5, 6) mit großen Chromatophoren der rezenten Dibranchiaten (FLOREY 1969, Fig. 1) oder mit den »Punkten« auf der Oberseite der *Sepia*, die »einen Durchmesser von 2 mm erreichen« (SCHÄFER 1938, S. 131), in Beziehung setzen will.

5. Zukünftige Aufgaben

Eine Reihe von weitergehenden Untersuchungen zu den Farbmustern ist bereits in Angriff genommen worden oder geplant. Sie wurden u. a. angeregt durch die Diskussion im Anschluß an den Vortrag auf der Jahrestagung der Paläontologischen Gesellschaft in Aalen/Württ. am 29. 9. 1974.

Neben dem Zusammentragen weiteren Materials hierzu bei *Megateuthis* und anderen Gattungen soll weiterhin versucht werden, den Ursachen der Musterung nachzugehen. Auch die Arbeit mit UV-Licht ist vorgesehen. Für eine weitere Unterstützung durch Kollegen sowie für die Mitteilung ähnlicher Funde sind wir dankbar.

Die Autoren sind einer größeren Zahl in- und ausländischer Kollegen für ihre kritischen Ratschläge sowie für die bereitwillige Zusendung von Fossilmaterial und Literatur zu Dank verpflichtet, so Herrn Prof. Dr. W. E. ANKEL, Gießen, Prof. Dr. P. FIORONI, Münster, Prof. Dr. K. J. GÖTTING, Gießen, Prof. Dr. H. HÖLDER, Münster, Prof. Dr. A. PORTMANN, Basel, Prof. Dr. W. SCHÄFER, Frankfurt a. M., Prof. Dr. W. SCHWARTZ, Stöckheim/Braunschweig, Dr. M. URLICH, Ludwigsburg, Prof. Dr. E. ZIEGELMEIER, List/Sylt, Prof. Dr. B. ZIEGLER, Stuttgart. Ein weiterer herzlicher Dank gilt zahlreichen Kollegen und Mitarbeitern in der Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe und im Niedersächsischen Landesamt für Bodenforschung, Hannover, vor allem Herrn Dr. W. KNABE und Herrn Prof. Dr. F. SCHMID, sowie den Mitarbeitern im Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Hamburg.

Literatur

- ABEL, O. (1916): Paläobiologie der Cephalopoden aus der Gruppe der Dibranchiaten. — VII, 281 S., 100 Abb., 1 Taf., Jena (G. Fischer).
- AGER, D. V. (1963): Principles of Paleocology. — IX, 371 S., zahlr. Abb., Tab., New York etc. (McGraw-Hill).
- ARKELL, W. J. u. a. (1957): Mesozoic Ammonoidea. — [In:] Treatise on Invertebrate Paleontology (R. C. MOORE, Ed.), Part L: Ammonoidea. — L80—L471, Abb. 124—558, Geol. Soc. Amer. & Kansas Press.
- BROMLEY, R. G. (1970): Borings as trace fossils and *Entobia cretacea* Portlock as an example. — Geol. J. Spec. Issue, 3, Trace Fossils (Proc. Int. Conf. Liverpool Univ. 1970), Ed. T. P. CRIMES & J. C. HARPER, 49—90, 4 Abb., 5 Taf., Liverpool.
- COWEN, R.; GERTMAN, R. & WIGGETT, G. (1973): Camouflage patterns in *Nautilus* and their implications for cephalopod paleobiology. — Lethaia, 6, 201—213, 9 Abb., Oslo.
- DEEKE, W. (1917): Über Färbungsspuren an fossilen Molluskenschalen. — Sitzungsber. heidelb. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., B, Biol. Wiss., 1917, 6, 14 S., Heidelberg.
- DENTON, E. J. & GILPIN-BROWN, J. B. (1973): Floatation mechanisms in modern and fossil Cephalopods. — Adv. mar. Biol., 11, 197—268, 36 Abb., 8 Tab., London/New York.
- FLOREY, E. (1969): Ultrastructure and Function of Cephalopod Chromatophores. — Amer. Zool., 9, 429—442, 9 Abb., Utica/N. Y.

- FLOWER, R. H. (1939): Study of the Pseudorthoceratidae. — *Palaeontographica Americana*, **2**, No. 10, 214 S., 22 Abb., 9 Taf., Ithaca/N. Y.
- FOERSTE, A. F. (1930): The Color Patterns of Fossil Cephalopods and Brachiopods, with Notes on Gasteropods and Polycypods. — *Contr. Mus. Paleont. Univ. Michigan*, **3**, No. 6, 109—150, 5 Taf., Ann Arbor.
- FOX, D. L. (1953): Animal biochromes and structural colours. — XIV, 379 S., 37 Abb., 11 Tab., 3 Taf., Cambridge (Univ. Press).
- HÖLDER, H. (1955): Belemniten und Ammoniten als Beutetiere. — *Aus der Heimat*, **63** (1955), 5/6, 88—92, 6 Abb., Öhringen.
- (1972): Endo- und Epizoen von Belemniten-Rostren (*Megateuthis*) im nordwestdeutschen Bajocium (Mittlerer Jura). — *Paläont. Z.*, **46**, 3/4, 199—220, 16 Abb., Taf. 28, Stuttgart.
- (1973): Auf Fluchtversuch weisende Narben eines Belemniten-Rostrums. — *Münster. Forsch. Geol. Paläont.*, **29**, 59—62, Abb. 9, Taf. 2, Fig. 5, 6, Münster (Westf.).
- HUXLEY, T. H. (1864): On the Structure of the Belemnitidae; with a description of a more complete Specimen of *Belemnites* than any hitherto known, and an account of a New Genus of Belemnitidae, *Xiphoteuthis*. — *Mem. geol. Surv. Unit. Kingdom, Monogr. II*, 22 S., 3 Taf., London.
- JELETZKY, J. A. (1966): Comparative Morphology, Phylogeny, and Classification of Fossil Coleoidea. — *Univ. Kansas paleont. Contr., Mollusca, Art. 7*, 162 S., 15 Abb., 25 Taf., Lawrence.
- KÜHN, A. (1950): Über Farbwechsel und Farbensinn von Cephalopoden. — *Z. vergl. Physiol.*, **32**, 572—598, 17 Abb., 2 Taf., Berlin etc. (Springer).
- MANGOLD-WIRZ, K. (1963): Biologie des Céphalopodes benthiques et nectoniques de la Mer Catalane. — *Vie et Milieu, Suppl. Nr. 13*, 285 S., 6 Abb., 75 Tab., 4 Taf., 2 Kt., Paris (Hermann).
- MANGOLD-WIRZ, K. & FIORONI, P. (1970): Die Sonderstellung der Cephalopoden. — *Zool. Jb., Abt. Syst., Ökol., Geogr. Tiere*, **97**, 4, 522—631, 17 Abb., Jena.
- MÜLLER, A. H. (1960): Lehrbuch der Paläozoologie, Band II: Invertebraten, Teil 2: Mollusca 2 — Arthropoda 1. — XII, 448 S., 617 Abb., Jena (G. Fischer).
- MÜLLER-STOLL, H. (1936): Beiträge zur Anatomie der Belemnoidea. — *Nova Acta Leopoldina*, N. F., **4**, Nr. 20, 160—226, 5 Abb., 14 Taf., Halle.
- NAEF, A. (1922): Die fossilen Tintenfische, eine paläozoologische Monographie. — VI, 322 S., 101 Abb., 1 Taf., Jena (G. Fischer).
- OPPENHEIM, P. (1918): Über die Erhaltung der Färbung bei fossilen Molluskenschalen. — *Cbl. Miner. etc.*, **1918**, 344—360, 368—392, Stuttgart.
- PETRICONI, V. (1971): Zur Schwimmrichtung der Belemniten und Ökologie bohrender Cirripedier. — *Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeoecol.*, **9**, 133—147, 6 Abb., Amsterdam.
- PINNA, G. (1972): Presenza di tracce di colore sul guscio di alcune ammoniti della famiglia *Amaltheidae* Hyatt, 1867. — *Atti Soc. it. nat. Mus. Civ. St. nat. Milano*, **113**, 2, 193—200, Taf. 10—13, Pavia.
- PORTMANN, A. (1956): Tarnung im Tierreich. — *Verständl. Wissensch.*, **61**, VIII, 112 S., 125 Abb., Berlin etc. (Springer).
- PUGACZEWSKA, H. (1961): Belemnoids from the Jurassic of Poland. — *Acta Palaeont. Polonica*, **6**, 2, 105—236, 26 Abb., 41 Tab., 26 Taf., Warszawa.
- QUENSTEDT, F. A. (1846—49): Petrefactenkunde Deutschlands. 1, 1, Cephalopoden. — IV, 581 S., 36 Taf., Tübingen (Fues).
- REIMER, L. (1967): Elektronenmikroskopische Untersuchungs- und Präparationsmethoden. (2. erw. Aufl.). — XII, 598 S., 247 Abb., Berlin etc. (Springer).
- REIMER, L. & PFEFFERKORN, G. (1973): Raster-Elektronenmikroskopie. — XI, 263 S., 138 Abb., Berlin etc. (Springer).
- REYMENT, R. A. (1957): Über Farbspuren bei einigen Ammoniten. — *N. Jb. Geol. Paläont., Mh.*, **1957**, 343—351, 3 Abb., Stuttgart.
- RUEDEMANN, R. (1919): On Color Bands in Orthoceras. — *New York State Mus. Bull.*, **227**, **228**, 79—88, Abb. 21—28, Albany/N. Y.
- (1921): Observations on the mode of life of primitive Cephalopods. — *Bull. geol. Soc. Amer.*, **32**, (1920), 315—320, 9 Abb., New York.
- SCHÄFER, W. (1938): Über die Zeichnung in der Haut einer *Sepia officinalis* von Helgoland. — *Z. Morphol. Ökol. Tiere*, **34**, 1, 129—134, 4 Abb., Berlin.
- SCHINDEWOLF, O. H. (1931): Nochmals über Farbstreifen bei *Amaltheus (Paltoleuroceras) spinatus* (BRUG.). — *Palacont. Z.*, **13**, 4, 284—287, 1 Abb., Berlin.

- SCHWEGLER, E. (1961—1971): Revision der Belemniten des Schwäbischen Jura. — *Palaeontographica* A; I, **116**, 1961; II, **118**, 1962; III, **120**, 1962; IV, **124**, 1965; V, **132**, 1969; VI, **138**, 1971; m. zahlr. Abb., Stuttgart.
- SEILACHER, A. (1968): Swimming habits of belemnites — recorded by boring barnacles. — *Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeoecol.*, **4**, 279—285, 5 Abb., Amsterdam.
- SPATH, L. F. (1935): On Colour-markings in Ammonites. — *Ann. Mag. nat. Hist., Ser. 10*, **15**, 395—398, Taf. 18, London.
- STOLLEY, E. (1919): Die Systematik der Belemniten. — *Jber. nieders. geol. Ver.*, **11** (1918), 1—59, 1 Abb., Hannover.

Bei der Schriftleitung eingegangen am 3. 12. 1974.

Tafelerklärungen

Tafel 23

Fig. 1—7. *Megateuthis* sp., Straßeneinschnitt Mühlenberg, Bl. Hannover, 3624, re 35 47 000, h 58 02 000; Bajocium, Bereich *grandis*-Zone bis *humphriesianum*-Zone; Slg. B.G.R./N.L.f.B. Hannover, Orig. Nr. b 550.

Megateuthis sp., Mühlenberg roadcut, Hannover Sheet, 3624, grid coordinates: E 35 47 000, N 58 02 000; Bajocian, section *grandis* Zone to *humphriesianum* Zone; Coll. B.G.R./N.L.f.B., Hannover, Orig. No. b 550.

- 1: Dorsalseite mit wellenförmigen Farbmustern, x 0,5.
Dorsal side with wave-like colour pattern, x 0.5.
- 2, 3: beide Flanken, x 0,5.
Both flanks, x 0.5.
- 4: Ventralseite, mit punktförmigen Farbmustern, x 0,5.
Ventral side with dot-like colour pattern, x 0.5.
- 5: Ausschnitt der Ventralseite (Fig. 4) nahe dem Vorderende, mit punktförmigen Strukturen und einer Längsrunzelung, x 4.
Section of the ventral side (Fig. 4) near the anterior end with dot-like structures and longitudinal wrinkles, x 4.
- 6: kleine punktförmige Struktur der Ventralseite, umgeben von der leicht umbiegenden Längsrunzelung, x 60.
Small dot-like structure of the ventral side surrounded by slightly bent longitudinal wrinkles, x 60.
- 7: Ausschnitt der Dorsalseite (Fig. 1), mittlerer Abschnitt, mit wellenförmigen, zum Apikalende zu konvexen Farbmustern, durch die Verwitterung heller als der umgebende Calcit, x 1,5.
Section of the dorsal side (Fig. 1), central part, with wave-like colour patterns which are convex towards the apical end and are lighter in colour than the surrounding calcite because of weathering, x 1.5.

Tafel 24

Fig. 1. *Megateuthis* sp., Dorsalseite mit leicht wellenförmigem Farbmuster, Flanken und Ventralseite ohne Musterung; Straßeneinschnitt Mühlenberg, Bl. Hannover, 3624, re 35 47 100, h 58 01 700—800; Bajocium, Bereich *grandis*-Zone bis *humphriesianum*-Zone; Slg. B.G.R./N.L.f.B. Hannover, Orig. Nr. b 551, x 1.

Megateuthis sp., dorsal side with slightly wave-like colour pattern, flanks and ventral side without pattern; Mühlenberg roadcut, Sheet Hannover, 3624, grid coordinates: E 35 47 100, N 58 01 700—800; Bajocian, section *grandis* Zone to *humphriesianum* Zone; Coll. B.G.R./N.L.f.B. Hannover, Orig. No. b 551, x 1.

Fig. 2. *Megateuthis* sp., Dorsalseite mit dichtem, wellenförmigem, zum Apikalende konvexem Farbmuster, Ventralseite schwächer gemustert; Straßeneinschnitt Mühlenberg, Bl. Hannover, 3624, re 35 47, h 58 01—02; Bajocium; Slg. B.G.R./N.L.f.B. Hannover. Orig. Nr. b 552, x 1.

Megateuthis sp., dorsal side with dense, wave-like colour pattern which is convex towards the apical end, ventral side more weakly patterned; Mühlenberg roadcut, Sheet Hannover, 3624, grid coordinates: E 35 47, N 58 01—02; Bajocian, Coll. B.G.R./N.L.f.B. Hannover, Orig. No. b 552, x 1.

Fig. 3—6. *Megateuthis* sp., raster-elektronenmikroskopische Aufnahmen der Dorsalseite mit wellenförmigem Farbmuster aus nebeneinander liegenden, quer verlaufenden Einzelstrukturen, in zunehmender Vergrößerung; Straßeneinschnitt Mühlenberg, Bl. Hannover, 3624, re 35 47, h 58 01—02; Slg. B.G.R./N.L.f.B. Hannover, Orig. Nr. b 553.

Megateuthis sp., scanning electron microscope photomicrograph, dorsal side with wave-like colour pattern from individual, adjacent, transverse structures; increasing magnification; Mühlenberg roadcut, Sheet Hannover, 3624, grid coordinates E 35 47, N 58 01—02; Coll. B.G.R./N.L.f.B. Hannover, Orig. No. b 553.

3: Zwei quer verlaufende Farbstrukturen, x 22.

Two transverse colour structures, x 22.

4: Ausschnitt von Fig. 3, Blick auf die radial austretenden polyedrisch umgrenzten Calcit-Kristallbündel des Rostrums in der Umgebung der Farbstrukturen, x 110.

Section of Fig. 3; view of the radially arranged, polyhedrially bounded bundles of calcite crystals of the rostrum in the area of the colour structures, x 110.

5: Ausschnitt von Fig. 4, mit deutlich flacherem Relief der Farbstruktur-Oberfläche gegenüber der Umgebung, x 220.

Section of Fig. 4, shows the clearly shallow relief of the upper surface of the colour structure in contrast to its surroundings, x 220.

6: Ausschnitt von Fig. 5 aus dem Bereich¹ der relativ glatten Oberfläche der Farbstrukturen, x 2200.

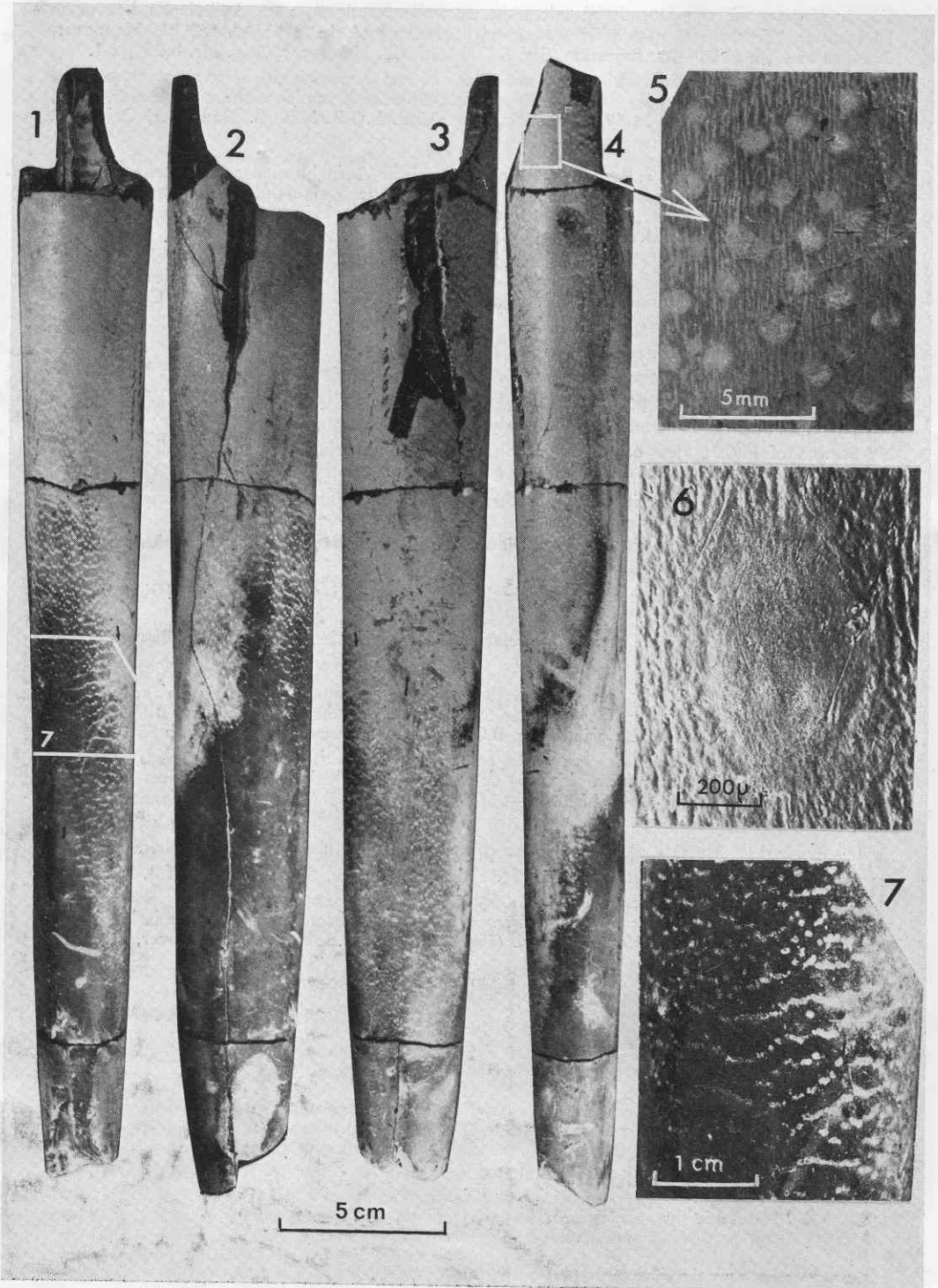
Section of Fig. 5 from the area of the relatively smooth upper surface of the colour structure, x 2200.

Fig. 7. *Megateuthis* sp., Dorsalseite mit wellenförmigem Farbmuster, zum Apikalende zu ausklingend, mit Bohrspuren durch Algen oder Pilze? Straßeneinschnitt Mühlenberg, Bl. Hannover, 3624, re 35 47, h 58 01—02; Bajocium; Slg. B.G.R./N.L.f.B. Hannover, Orig. Nr. b 554, x 1.

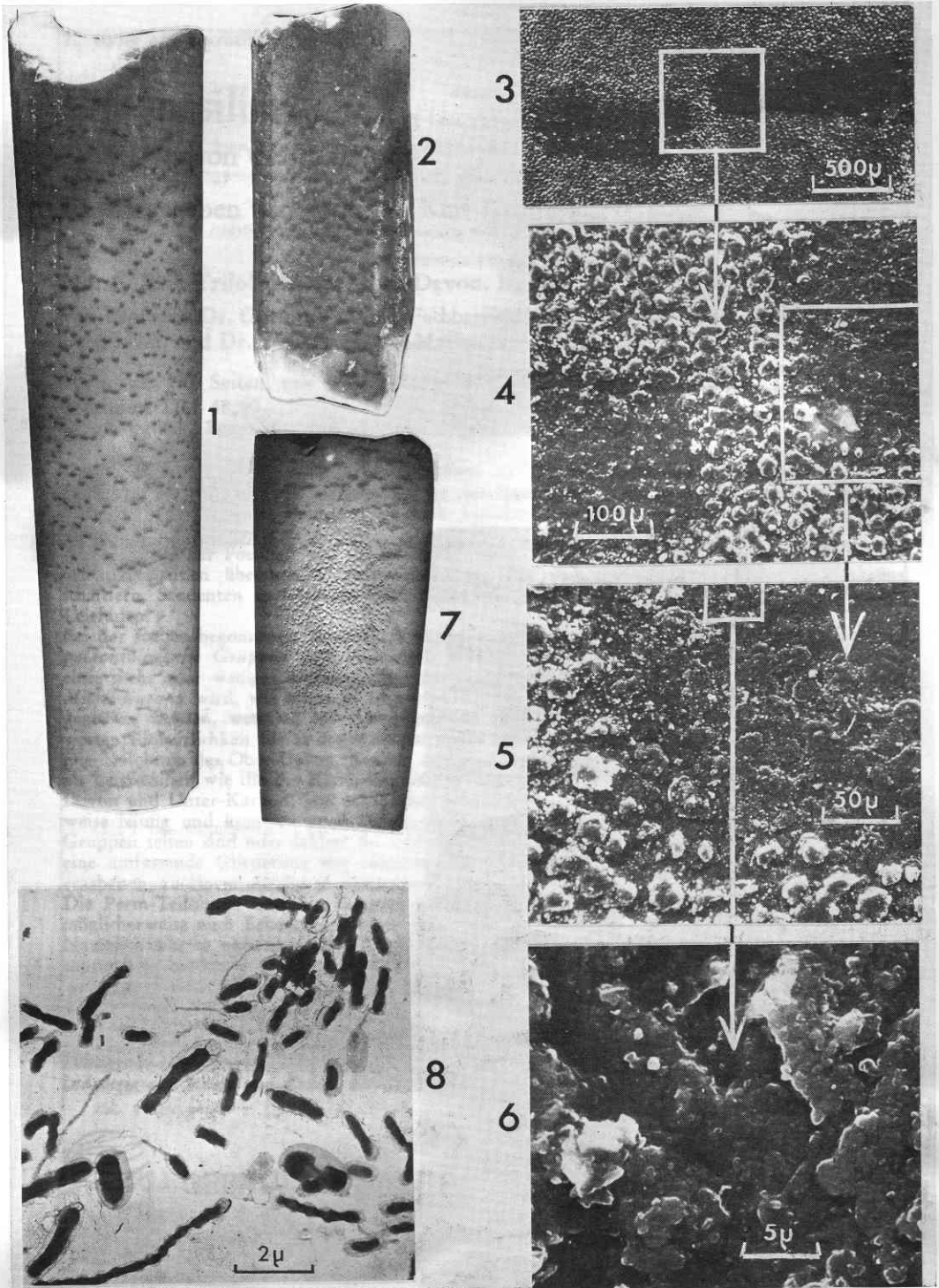
Megateuthis sp., dorsal side with wave-like colour pattern which disappears towards the apical end; with traces of borings from algae (?) or fungi (?); Mühlenberg roadcut, Sheet Hannover, 3624, grid coordinates: E 35 47, N 58 01—02; Bajocian; Coll. B.G.R./N.L.f.B., Hannover, Orig. No. b 554, x 1.

Fig. 8. Durchlicht-elektronenmikroskopische Aufnahme von fossilen Bakterien, die aus den Farbstruktur-Bereichen von *Megateuthis* sp. (Fig. 1) isoliert wurden. Slg. B.G.R./N.L.f.B. Hannover, Orig. Nr. b 551, x 6000.

Transmission electron microscope photomicrograph of fossil bacteria which were isolated from the colour pattern area of *Megateuthis* sp. (Fig. 1); Coll. B.G.R./N.L.f.B., Hannover, Orig. No. b 551, x 6000.



Tafel 23



Tafel 24