

95/1071
VOLUME 9

NO. 2

MARCH 1971

1-05H
PUBLISHED IN 8 ISSUES PER YEAR

PALAEO GEOGRAPHY CLIMATOLOGY ECOLOGY

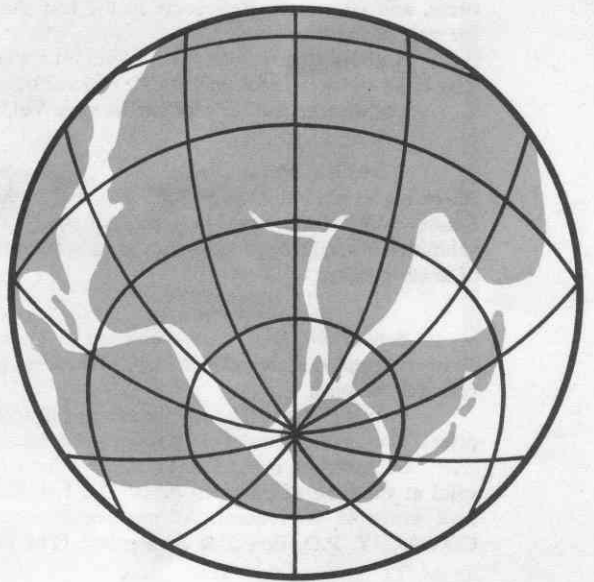
AN INTERNATIONAL JOURNAL
FOR THE GEO-SCIENCES

EDITOR-IN-CHIEF

D. V. Ager, Swansea

EDITORIAL BOARD

O. Bandy, Los Angeles, Calif.
R. Benson, Washington, D.C.
Y. Bentor, Jerusalem
E. A. Bernard, New York, N.Y.
K. Birkenmajer, Kraków
G. Bond, Salisbury
J. J. Donner, Helsinki
E. Dorf, Princeton, N.J.
H. Erhart, Paris
A. G. Fischer, Princeton, N.J.
H. Füchtbauer, Bochum
E. D. Gill, Melbourne
F. P. Jonker, Utrecht
N. Kawai, Tokyo
L. S. Kornicker, Port Aransas, Texas
H. H. Lamb, Bracknell, Berks.
H. Lowenstam, Pasadena, Calif.
E. D. McKee, Denver, Colo.
A. E. M. Nairn, Cleveland, Ohio
V. Pokorný, Prague
R. A. Reyment, Uppsala
M. Schwarzbach, Cologne
F. G. Stehli, Cleveland, Ohio
N. M. Strakhov, Moscow
F. B. van Houten, Princeton, N.J.



ELSEVIER PUBLISHING COMPANY
AMSTERDAM

ZUR SCHWIMMRICHTUNG DER BELEMNITEN UND ÖKOLOGIE BOHRENDER CIRRIPIEDIER

VICTOR PETRICONI

Zoologisches Institut der Universität Heidelberg, Heidelberg (Deutschland)

(Eingegangen den 22. Juli, 1970)

ABSTRACT

PETRICONI, V., 1971. Zur Schwimmrichtung der Belemniten und Ökologie bohrender Cirripedier. (On the swimming habits of belemnites and ecology of boring cirripeds). *Palaeogeography, Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 9: 133–147.

The feeding mechanism of Recent Acrothoracica (Cirripedia, Crustacea) is described. The slits of fossil Acrothoracica are compared with those of Recent representatives. The metamorphosis of the cypris larva of the Acrothoracica is seen in contrast to that of other barnacles (Balanidae, Thoracica). It is shown that the orientation of cirriped borings cannot be derived from the direction of the water current bringing the food to the adults. It is the behaviour of the cypris during fixation which is responsible for a uniform orientation of the adults. The feeding habits and larval development of cirripeds suggest the idea that the belemnites, like recent cephalopods, generally swam by means of the rocket principle.

ZUSAMMENFASSUNG

Der Nahrungserwerb rezenter Acrothoracica (Cirripedia, Crustacea) wird beschrieben, und die Logenform fossiler Acrothoracica mit denen rezenter Vertreter verglichen. Die Metamorphose von der Cyprislarve zum Adulten wird bei Acrothoraciden jener der Balaniden gegenübergestellt. Es wird gezeigt, dass die Orientierung der Bohröffnungen nicht von der Strömung abhängt, die die Nahrung zum adulten Tier bringt, vielmehr ist es das Verhalten der Cypris während des Festheftens, das eine einheitliche Orientierung hervorruft. Nahrungserwerb und Larvalentwicklung sprechen dafür, dass sich die Belemniten wie die rezenten Cephalopoden vorwiegend nach dem Rückstossprinzip fortbewegt haben.

EINLEITUNG

Die Fortbewegung der rezenten Cephalopoden geschieht nach dem Rückstossprinzip, wonach eingesaugtes Wasser durch Kontraktion der kräftigen Mantelmuskulatur aus der Mantelhöhle durch den sogenannten Trichter ausgetrieben wird. Die Spitze des Eingeweidetasches schießt dabei voraus, Kopf und Fangarme werden nachgezogen. Diese Art der Fortbewegung kann bei allen rezenten Cephalopoden beobachtet werden und gilt für diese Molluskengruppe als charakteristisch. Bei *Sepia* lassen sich gelegentlich, ausgehend vom Aufder-Stelle-Stehen Suchbewegungen mit dem Kopf voran beobachten. Diese Bewegungen werden durch die Flossensäume bewirkt und haben "Rangierfunktion",

z.B., auch in engen Höhlen. Bodenbewohner, wie *Oktopus vulgaris*, können auch mit Hilfe ihrer Arme, die radiär um die Mundöffnung stehen, nach Art radiärsymmetrischer Organismen, wie Seesterne nach allen Seiten kriechen. Der nach oben ragende Eingeweidesack wird dabei umgeknickt. Das Schwimmen durchs freie Wasser erfolgt bei *Sepia* und *Oktopus* durch Rückstoss wie bei allen Pelagiern innerhalb dieser Tiergruppe. Die Körperform der Belemniten dürfte derjenigen der rezenten, rein pelagisch lebenden Cephalopoden wie etwa *Loligo* sehr ähnlich gewesen sein, die sich ausschliesslich mit dem spitzen Eingeweidesack voraus vorwärtsbewegt.

Diese Bewegungsweise der rezenten Cephalopoden ist allgemein bekannt, und ihre ausführliche Schilderung würde sich erübrigen, fänden sich nicht in jüngster paläontologischer Literatur Stimmen, die für die Belemniten ein Schwimmen in entgegengesetzter Richtung annehmen, also Kopf voraus, den pfeilförmigen Eingeweidesack nach sich ziehend. Die Tiere sollen mit ihren Fangarmen—etwa gründelnd—normalerweise vorwärts geschwommen sein und höchstens zur Flucht das Rückstossprinzip angewendet haben. Diese Meinung, die allen Erfahrungen an unserer lebenden Fauna entgegensteht, wird von SEILACHER (1968) auf Grund einseitig in Belemnitenrosten orientierten Bohrspuren vertreten.

Da von verschiedenen Cirripediern bekannt ist, dass sie ihr Substrat derart besiedeln, dass ihre Rankenfüsse der Wasserströmung entgegenstehen, kann auch für ausgestorbene Cirripedier ein ähnliches Verhalten angenommen werden. Hieraus folgt zwangsläufig, dass bei rund herum einheitlich orientierten Cirripedierwohnhöhlen in Belemnitenrosten die Hauptbewegungsrichtung der Belemniten so verlaufen sein muss, dass planktonische Nahrungspartikel in den Fangkorb der Rankenfüsse hineingetrieben wurden. Nach SEILACHER (1968) wurde folglich der Skelettstab des Cephalopoden als "Heck" durchs Wasser gezogen und bildete nicht den "Bug" (Abb.1).

So zwingend dieser Schluss auch sein mag, es kommen dem, der lebende Cephalopoden im Aquarium oder beim Tauchen im Litoral beobachtet hat, Bedenken bei der Vorstellung von Kopf-voran schwimmenden Belemniten. Zwar muss das Verhalten rezenter Cirripedier, die mit ihren Rankenfüssen der Strömung entgegengewendet siedeln, auch für fossile Cirripedier angenommen werden. Ebenso legitim ist jedoch die Methode, Beobachtungen an allen rezenten Cephalopoden auch auf die Belemniten anzuwenden. Dieser Widerspruch kann, was die Fortbewegungsrichtung betrifft, nicht als belanglos abgetan werden, zumal SEILACHER (1968) in seiner Untersuchung den aktuopaläontologischen Aspekt hervorhebt.

In der vorliegenden Untersuchung sollen daher die Beobachtungen an rezenten Cirripediern mit den Befunden von paläontologischer Seite verglichen werden, um auf dem Weg über die Ernährungsbiologie der Rankenfässer und ihrer Larvalentwicklung zu einer Aussage über ihre strömungsbezogene Siedlungsweise zu kommen.

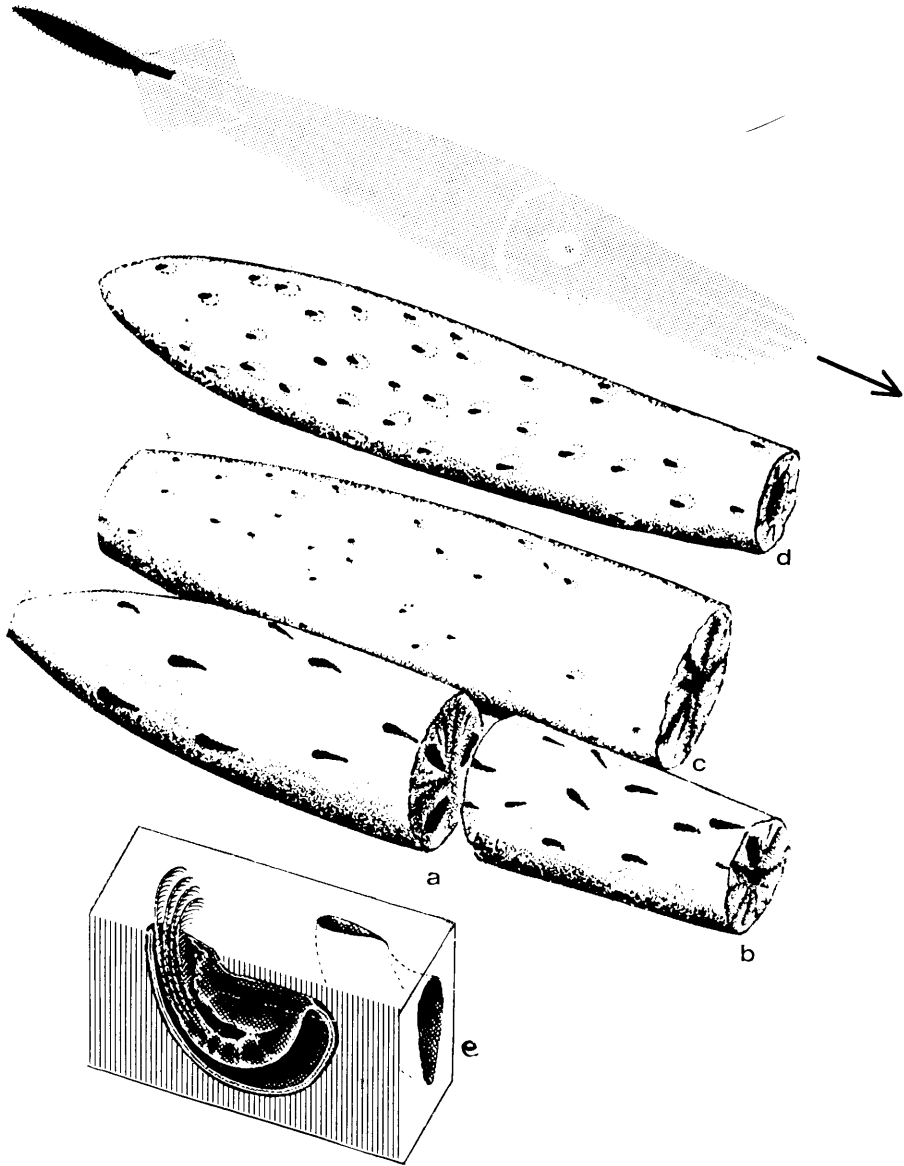


Abb.1.a-d = *Neohibolites*, Untere Kreide, mit Bohrspuren von Cirripedien; e = Schnittbild einer Cirripedierrekonstruktion; Bewegung des Cephalopoden in Pfeilrichtung (nach SEILACHER, 1968, verändert).

Fig.1. a-d = *Neohibolites*, Lower Cretaceous, with borings of Cirripeds; e = Section of a reconstruction (modified after SEILACHER, 1968).

Paläontologische Befunde

Die Meinung, dass die sackförmigen Bohrspuren mit schlitzförmiger Öffnung von Cirripedien herrühren, wurde erstmals von ZAPFE (1936) an Hand einiger,

damals noch sehr lückenhafter Fossilfunde ausgesprochen. Zapfe hatten nur ein Exemplar von *Pyrula cornuta* (Gastropoda) aus dem Helvet von Ungarn und einige fossile Gastropodenschalen von *Fasciolaria tarbelliana* aus dem Helvet Nieder-Österreichs (Grunder Sande) zur Verfügung gestanden. Ein Vergleich mit den Bohrspuren in der Spindel von *Buccinum*-Gehäusen, die von *Alcippe* (Acrothoracica) herrühren, sowie ein Vergleich mit den Cirripedierloggen in tropischen Korallen liessen ihn erstmals die Bohrspuren in fossilen Gastropodenschalen als Nachweis von Acrothoracica aus dem Miozän sprechen. Seit dieser Zeit ist das Schrifttum über Cirripedierbohrspuren mit zunehmender Anzahl der Fundstücke umfangreich angewachsen. Unterschiede in Form, Winkel, Grösse und Öffnung der Logen machten in der Paläontologie ein ordnendes System notwendig.

Nach CODEZ und SAINT-SEINE (1957) lassen sich auf Grund umfangreicher Biometrie und einem teilweise sehr grossen Vergleichsmaterial an Hand der Logenformen zwei Familien unterscheiden:

(1) Familie Zapfellidae

Simonizapfes elongata

Brachyzapfes elliptica

Zapfella pattei

(2) Familie Rogerellidae

Rogerella mathieui

Rogerella lecointrei

Die Stammesgeschichte der Acrothoracica wird folgendermassen gesehen: Funde aus dem Devon und Carbon sind nicht bekannt. Gegen Ende des Perm ist das Vorkommen der Acrothoracica sicher. Ein Ausguss von *Nautilus freieslebeni* aus dem Zechstein von Gera trägt Öffnungen von 1–1,6 mm. Gleiche Spuren finden sich auch auf *Arca striata* von Pösenach (Thüringen). In der Trias zeigen sich die Spuren zwar sehr häufig, jedoch nicht ganz so deutlich wie im Perm. Erst mit Ausgang des Sinemurium werden die Bohrspuren sehr häufig, die Logenöffnungen deutlich kommaförmig, und es zeichnet sich auf Grund der Konstanz in den Dimensionen und Logendetails jeweils eine homogene Population ab. Allen Bohrspuren dieser Cirripedier ist jedoch gemeinsam, dass sie in den kalkigen Hartteilen der verschiedensten Wirbellosen, wie Belemnitenrostren, Lamellibranchierschalen, Korallen, Crinoiden usw. eingegraben sind.

Die Bohrspuren der Acrothoracica in Belemnitenrostren finden sich entweder ungerichtet und zerstreut (vergl. SEILACHER, 1968, fig.2c, d aus den belemnite beds, Makerwal, Pakistan der Unterkreide) oder in einer Richtung orientiert (z.B., *Neohibolites* aus dem Oberen Apt, Südfrankreich oder *Hibolites*, Ob. Jura von Süddeutschland). Liegt—wie bei den zuletzt genannten Beispielen—eine einseitige Orientierung vor, dann zeigt in den beschriebenen Fällen die kommaförmige Logenöffnung mit ihrem gerundeten Ende auf die Spitze des Belemnitenrostrums. Das spitze Ende des kommaförmigen Logenschlitzes und das

sackförmige Logenende, welches den Kopf des Cirripediers beherbergt hatte, ist dem spitzen Ende des Belemnitenrostrums abgewendet (Abb.1).

Die rezenten Acrothoracica

Die systematische Einteilung der fossilen Acrothoracica durch Saint-Seine beruht—da die Tiere selbst nicht erhalten sind—auf einer Unterscheidung der Logenform. Die systematische Gliederung der rezenten Acrothoracica (KRÜGER, 1940) richtet sich nach Anzahl und Ausbildung der Mundwerkzeuge und Thoraxextremitäten (Cirren). Es gilt heute noch das von Krüger als vorläufig bezeichnete System:

Cirripedia

- I. Thoracica (Balanomorpha, Lepadomorpha)
- II. Acrothoracica:
 - (1) Reihe: Pygophora
 - Cryptophialidae
 - Kochlorinidae
 - (2) Reihe: Apygophora
 - Trypetesidae (*Alcippe*)

Trotz der Untersuchungen von TOMLINSON (1955) und UTINOMI (1963) reichen die Ergebnisse für eine vergleichende Anatomie der Acrothoracica heute noch ebensowenig aus wie zu Krügers Zeiten. Die Gestalt der Logen wiederum und die deren Mündung ist von den Zoologen bis jetzt noch nicht berücksichtigt worden.

Einige Angaben lassen sich jedoch auf Grund eigener Beobachtungen machen. Zur Verfügung standen mir mehrere Exemplare einer Cryptophialusspezies. Diese Art bohrt u.a. in *Ranella*, einem Gastropoden der europäischen Atlantikküste (Fundort: Portugal). Die deutlich kommaförmige Logenmündung hat eine Länge von 2 mm. Der Median-Sagittalschliff stimmt in seinem Umriss grundsätzlich mit den Umrisslinien der fossilen Bohrspuren überein (Abb.2). Es ist jedoch hervorzuheben, dass sich *Cryptophialus* von *Alcippe* in der Gestalt der Mündung unterscheidet, und zwar besitzt *Cryptophialus* eine hinten zugespitzte Mündung im Gegensatz zu *Alcippe*, deren Logenmündung vorn zugespitzt ist (Abb.3A, B). Die Mündung als solche steht dabei in Zusammenhang mit der Ausbildung der Cirren und der Art der Nahrungsaufnahme.

Die Cryptophialidae besitzen Rankenfüsse, wie sie grundsätzlich allen Thoracica, z.B., den Balaniden eigen sind, d.h., lange, zweiästige, geisselförmige, vielgliedrige, mit langen Borsten versehene Extremitäten, die einen Fangkorb bilden. Die Cirren werden wie ein zusammengefalteter Fächer aus der Mündung herausgeschoben und in ausgefahrenem Zustand entfaltet. Dieser fächerförmige Fangkorb zeigte nicht die bei den meisten anderen Cirripedien üblichen winkenden Bewegungen, sondern stand steil aufrecht und drehte sich regelmässig nach allen

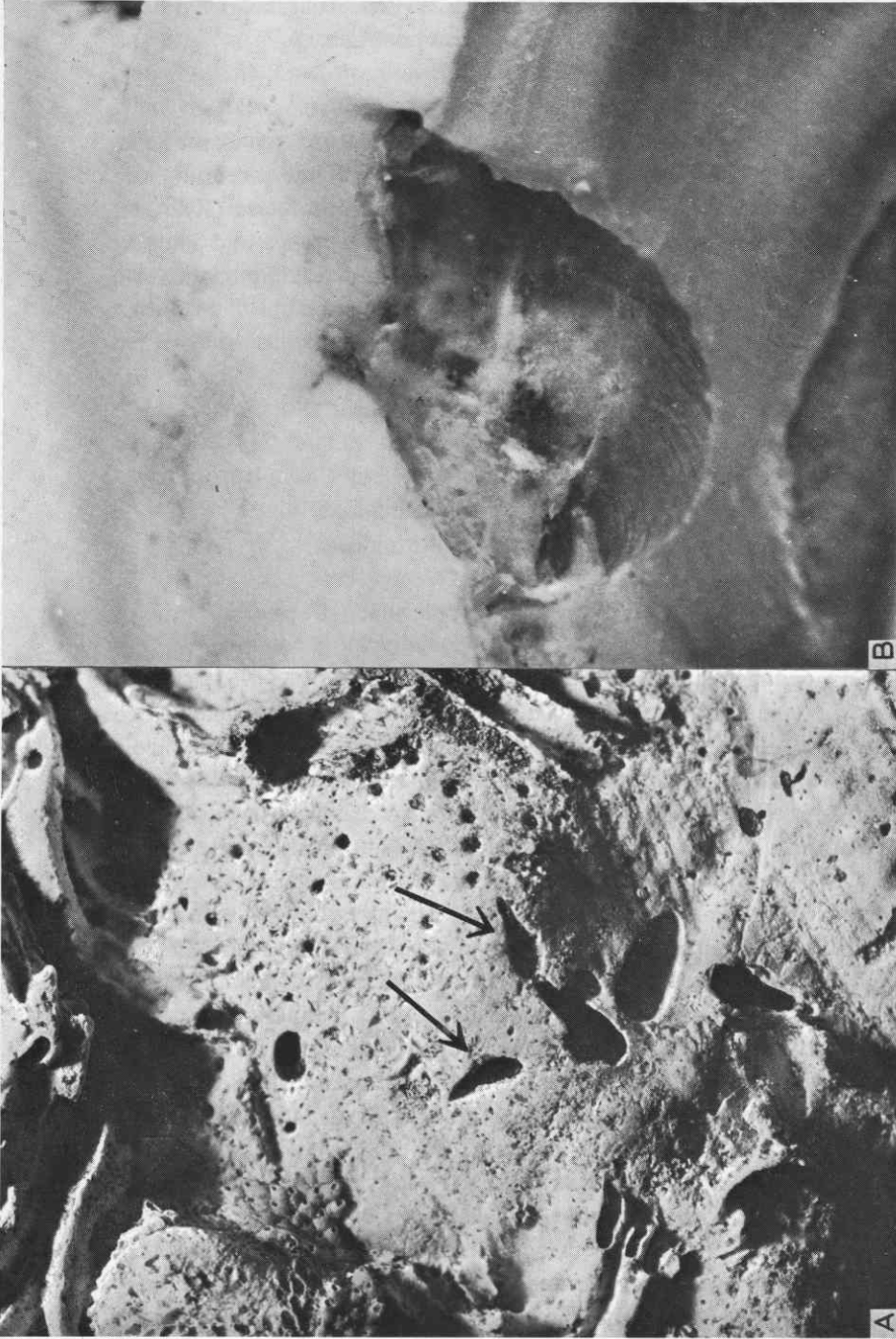


Abb. 2. Bohrspur von *Cryptophialus* sp. A = Aufsicht auf die Bohröffnung; B = Median-sagittalschliff durch die Loge nach Entfernen ihres Bewohners (Länge der schlitzförmigen Bohröffnung 2 mm).

Fig. 2. Boring of *Cryptophialus* sp. A = View on the slit; B = Median section through boring after removal of its inhabitant (length of the slit 2 mm).

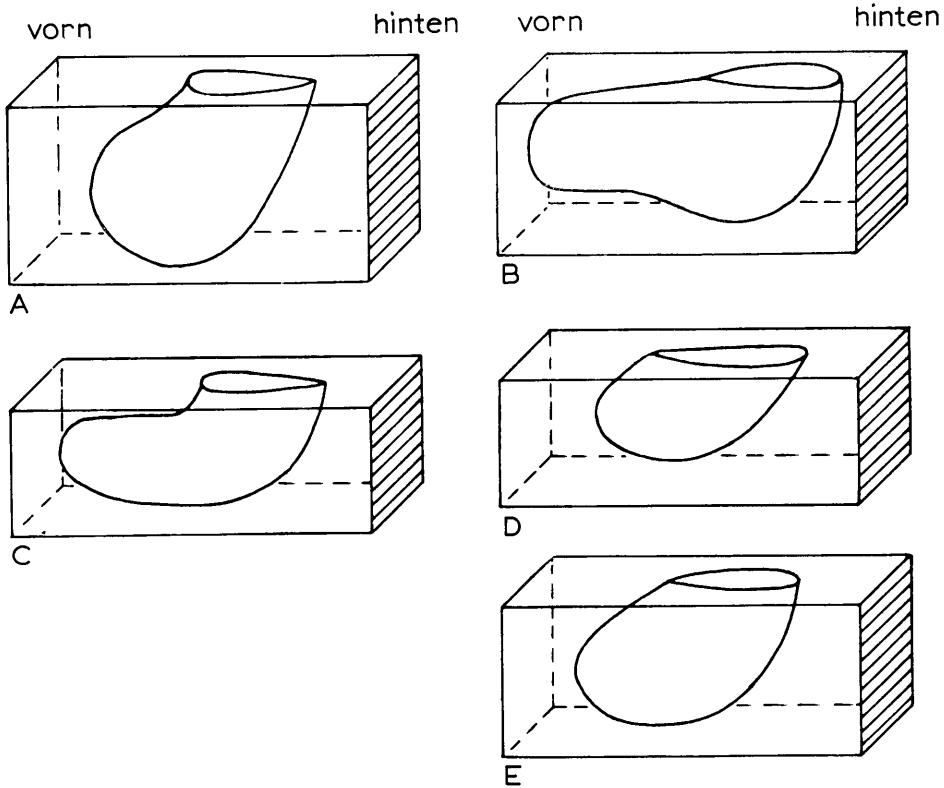


Abb.3. Logenformen rezenter und fossiler Acrothoracica. A = *Cryptophialus* (nach eigenen Beobachtungen); B = *Alcippe* (nach KÜHNERT, 1934); C = *Simonizapfes*; D = *Brachyzapfes*; E = *Zapfella*. (C–E nach CODEZ und SAINT-SEINE, 1957).

Fig.3. Boreholes of Recent and fossil Acrothoracica. A = *Cryptophialus* (after own observations); B = *Alcippe* (after KÜHNERT, 1934); C = *Simonizapfes*; D = *Brachyzapfes*; E = *Zapfella*. (C–E after CODEZ and SAINT-SEINE, 1957). (vorn = anterior, hinten = posterior).

Richtungen um die Achse seines Stieles (= Thoraxende). Er erreichte dabei einen Drehungswinkel bis zu 180° ! In dieser Stellung verharrte er mehrere Sekunden, um sich danach blitzschnell spiralig einzurollen und in rückgedrehter Position in den Mündungsspalt zurückzuziehen. Diese Bewegungsweise weicht von der der Balaniden oder der anderer Cirripedier wie etwa *Lepas* ab. Balaniden können aus anatomischen Gründen ihren aus Cirren gebildeten Fangkorb nicht in verschiedene Richtungen drehen.

Alcippe lampas hingegen—und mit dieser werden seit ZAPFE (1935) alle fossilen Bohrspuren von *Brachyzapfes* auf *Neohibolites*, *Hibolites* und *Duvalia* verglichen (MÄGDEFRAU, 1937; CODEZ und SAINT-SEINE, 1957; SEILACHER, 1968)—kann gar keinen Fangkorb ausbilden, weil ihre Cirren reduziert sind. In Abb.4

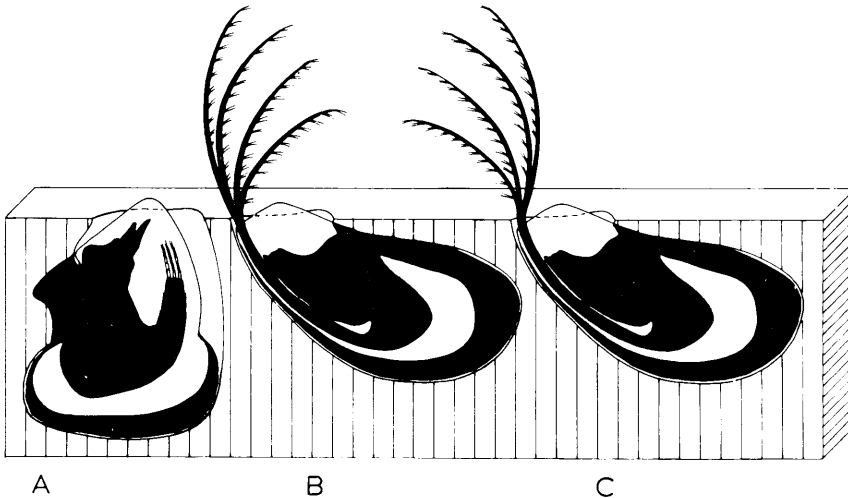


Abb.4. Acrothoracica in ihren Bohröffnungen. A = *Alcippe lateralis* (schematisiert nach TOMLINSON, 1955); B und C = *Cryptophialus* (nach Lebendbeobachtungen, schematisiert).

Fig.4. Acrothoracica in their boreholes. A = *Alcippe lateralis* (after TOMLINSON, 1955); B and C = *Cryptophialus* (drawn after observation in life).

ist *Alcippe* einer *Cryptophialus*spezies gegenübergestellt. Letztere gibt eigene Beobachtungen wieder, nach denen Abb.4C die Cirren um 180° gedreht aus der Mündung gestreckt werden.

Die Bewegungen und das Verhalten von *Alcippe* bestätigen diese morphologischen Befunde (TOMLINSON, 1955, p.112). Die Cirren schlagen rhythmisch im Innern des Mantelsackes, etwa 60 mal pro Minute, wobei sich die ganze Mantelhöhle expandiert und kontrahiert. Gelegentlich reckt sich das ganze Tier mit den Lippen (= Scuta?) geringförmig aus dem Spalt heraus. "The stretching may be for the purpose of clearing foreign matter from the aperture. There is a strong alternating flow of water, set up by the stroking action. Water flows in and out of the distal end of the lips, moving loosely attached particles back and forth and shooting free particles out into the water". Diese Ernährungsweise von *Alcippe* weicht grundlegend von allen bisher daraufhin untersuchten Cirripediern ab. Wo—wie bei den epizoischen Cirripediern auf Walen—keine Lebendbeobachtungen möglich waren, weist die Feinanatomie der Mundwerkzeuge im Vergleich zu *Balanus* oder *Lepas* keine nennenswerten Unterschiede auf (PETRICONI, 1969b). *Alcippe* käschert also nicht mit Hilfe eines aus Cirren gebildeten Fangkorbes, sondern sie pumpt mit Hilfe des muskulösen Mantelsackes Wasser in die vom Mantel ausgekleidete Loge.

Die verschiedenen Formen der Larvalentwicklung innerhalb der Cirripedia und ihre Auswirkung auf die Orientierung

Die Cirripedier sind im ausgewachsenen Zustand ausnahmslos sessile Tiere.

Ihre Entwicklung jedoch verläuft über mehrere planktonische Larvenstadien bis zur Cyprislarve. Die Wahl über den Ort der Anheftung und die Orientierung trifft demnach die frei bewegliche Cyprislarve. Mit der anschliessenden Metamorphose ist die Entscheidung über Gedeih oder vorzeitigen Tod des Individuums gefallen. Nachträglich sind bei Balaniden durch Wachstumsverschiebungen nur noch geringe Korrekturen möglich. Es muss also die Cyprislarve über Einrichtungen verfügen, die dem künftigen Sedentier nach erfolgter Metamorphose optimale Lebensbedingungen sichern. Hier ist nicht nur das Nahrungsangebot zu nennen, das mit der Wasserströmung ärmer oder reichlicher anfallen kann, sondern auch das je nach Spezies notwendige Trockenfallen im Gezeitenbereich. Ebenso werden Biotope mit starker Sedimentanlieferung im allgemeinen gemieden.

Nach längerem tastenden Prüfen mit den ersten Antennen sucht sie sich ihren endgültigen Festheftungsort aus. Sie wird dabei von verschiedenen Aussenfaktoren geleitet. Neben dem Licht als Orientierungsreiz konnte im Experiment mit verschiedenen Balanidenlarven nachgewiesen werden (CRISP und BARNES, 1954), dass für die Ortswahl Oberflächenstrukturen eine entscheidende Rolle spielen. Ähnlich lassen sich auch die Beobachtungen SCHÄFERS (1938) deuten, nach denen in einer Uferbefestigung Fugen zwischen Ziegelsteinen und rauhe Ziegel mit Brennfehlern gegenüber glatten Steinen bevorzugt wurden. Spätere Untersuchungen zeigten, dass daneben auch chemische Reize für eine Beeinflussung bei der Ortswahl Bedeutung haben können (SCHÄFER, 1952).

Was das Verhalten der Cyprislarven in einer einseitig gerichteten Wasserströmung betrifft, so konnte CRISP (1955) bei Balanidenlarven eine Tendenz beobachten, sich mit dem Hinterleib gegen den Wasserstrom zu stellen. Das gleiche Verhalten zeigten nach eigenen Beobachtungen Larven von *Cryptophialus* vor dem Anheften. Während nun die Cyprislarven von Balaniden von denen der Acrothoracica (*Alcippe*) morphologisch kaum zu unterscheiden sind und sich die Larven von *Alcippe* in ihrem Verhalten zur Wasserströmung sicherlich nicht von anderen Cirripediern unterscheiden, muss die grundsätzlich andere Metamorphose der Acrothoracica (*Alcippe*) im Gegensatz zu den Thoracica (*Balanus*) im Auge behalten werden (Abb.5).

Nach RUNNSTRÖM (1925) stellt sich die Thoracica-Cypris gewissermassen "auf den Kopf", um im Verlauf der weiteren Umwandlung kopfüber die Dorsal-seite dem Substrat zuzuneigen. Anders verlaufen Metamorphose und der Einbohrvorgang von *Alcippe*: "Nach dem Anheften auf der Schneckenschale legt sich die Cyprislarve seitlich auf die Unterlage und beginnt mit der Umbildung".—"Die Seite des ursprünglichen dorsalen Schalenrandes wächst aus und sinkt als erstes in die Schneckenschale ein, liegt also jetzt am tiefsten, während sich der ehemals ventrale Rand mit der Oberfläche der Schneckenschale in einer Ebene befindet". (KÜHNERT, 1934, S.69).

Bei *Cryptophialus* konnte ich zwar nicht den Einbohrvorgang beobachten, jedoch die Phase bis zum Anheften, während der sich das Tier auf die Seite legt,

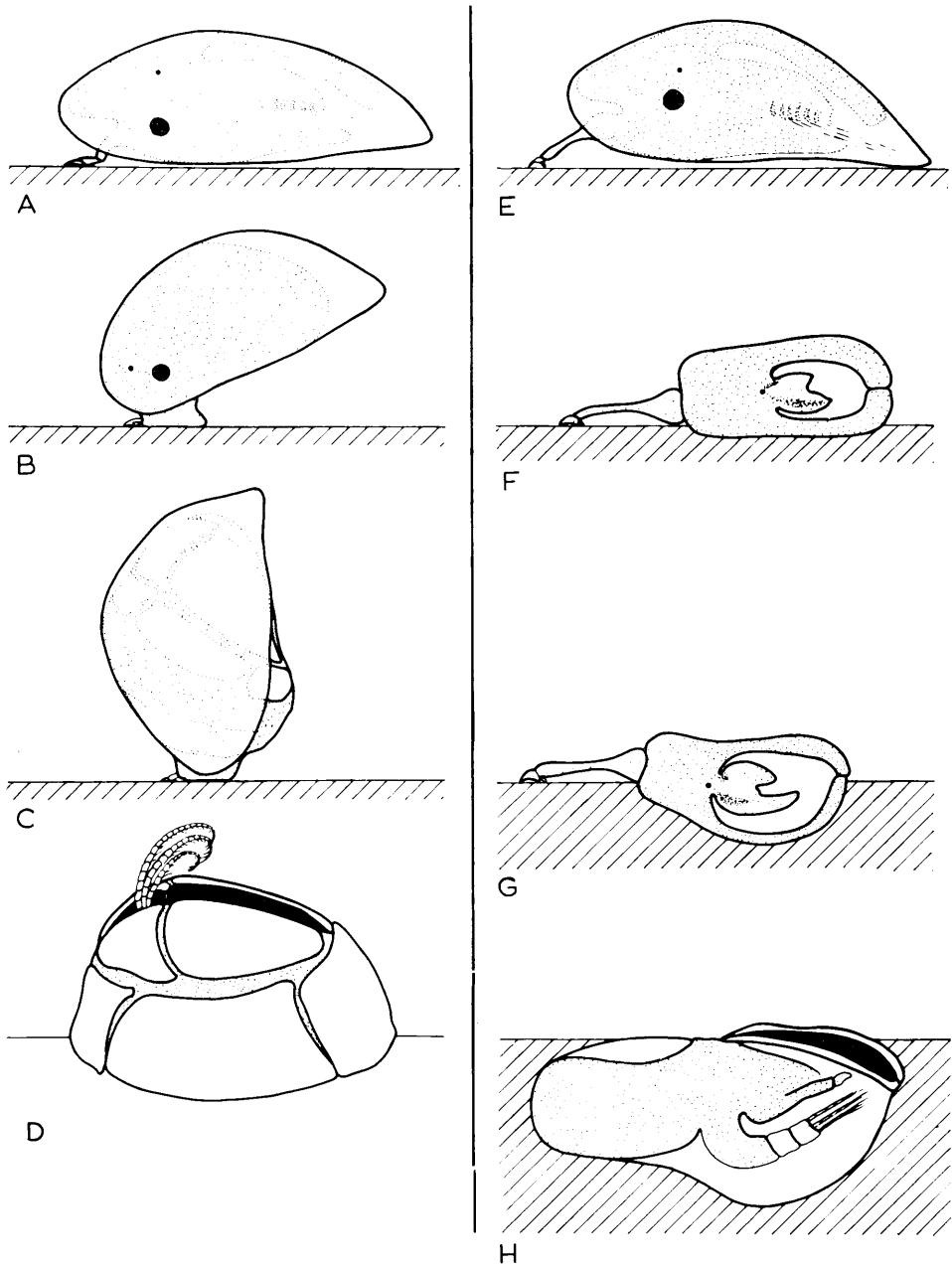


Abb.5. Metamorphose der Cyprislarve zum festsitzenden Tier. A-D = *Balanus balanoides* (nach RUNNSTRÖM, verändert); E-H = *Alcippe lampas*, sich ins Substrat einbohrend (nach KÜHNERT, 1934, verändert).

Fig.5. Metamorphosis of cypris larva. A-D = *Balanus balanoides* (modified after RUNNSTRÖM); E-H = *Alcippe lampas*, boring into the surface (modified after KÜHNERT, 1934).

so dass angenommen werden kann, dass die Metamorphose wie bei *Alcippe* verläuft. Bei *Balanus* findet demnach eine Drehung um eine *Quer* achse, bei *Alcippe* eine solche um die *Längs* achse statt (vergl. auch das Schema, Abb.6).

DISKUSSION

Ein Vergleich der fossilen Bohrspuren mit der Loge eines rezenten Acrothoraciden zeigt grundsätzliche Übereinstimmung, und eine andere Deutung der Bohrspuren lässt sich ausschliessen. Im Gegensatz zu Fundstücken mit uneinheitlich gerichteten Spuren bohrender Cirripedier—die als postmortale Besiedlung des Belemniten gedeutet werden—sprechen rundherum gleichmässige und in eine Richtung weisende Logenmündungen für eine Besiedlung des lebenden Cephalopoden.

Die Frage, ob die Belemnitenrostren mit lebendem Gewebe bedeckt waren, kann nur mit Hilfe von Indizien beantwortet werden. Eine dicke Gewebsschicht des Molluskenmantels kann—wie SEILACHER (1968) hervorhebt—auf keinen Fall den Skelettstab bedeckt haben, da die Acrothoracica-Logen nicht nur mit ihrem unteren Ende das fossil erhaltene Rostrum erreichen, sondern wie bei rezenten Schneckenschalen zur Gänze eingebohrt sind. Zwei weitere Möglichkeiten wären denkbar: ein nur wenige Zellschichten dickes Epithel könnte das Rostrum überzogen haben, oder letzteres ragte im Alter völlig unbedeckt, geradezu wie ein Rammsporn aus dem Molluskenkörper. Im Falle eines häutigen Überzugs wäre—wie Seilacher einräumt—eine Kallusbildung oder ähnliche Abwehrreaktion des Cephalopoden zu erwarten. Hinzu kommt, dass die Cyprislarve dann irgendwie die Fähigkeit besessen haben müsste, festzustellen, dass sich unter dem lebenden Gewebe ein fester, kalkiger Hartkörper befindet. Es sei denn, die Epizoen hätten sich auch im lebenden Gewebe einnisten können. Für eine solche Annahme fehlt uns jedoch jeglicher Anhaltspunkt. Wenn auch der letzte Beweis für ein Einbohren mittels Säure fehlt, so bleibt kaum eine andere Möglichkeit offen. Die zarthäutige Cyprislarve von *Alcippe* und *Cryptophialus* besitzt nicht nur keinerlei mechanische Bewaffnung, um in das harte Substrat einzudringen, sondern nach den Beobachtungen KÜHNERT's (1934) geht der Prozess des Einbohrens von der Rückenseite der Larve aus, die zudem die muschelähnliche Larvenschale abgestossen hat. Die Indizien sprechen daher in jeder Hinsicht für ein offen liegendes Belemnitenrostrum, das wie die Schalen der Lamellibranchier, Gastropoden oder *Nautilus* dem freien Wasser und damit dem Festheften der Cirripedierlarven direkt ausgesetzt war.

Vergleicht man das System ausgestorbener Acrothoracica mit dem gleichfalls noch viele Lücken enthaltenden System der rezenten Acrothoracica, so kann *Simonizapfes* sicherlich nicht mit *Brachyzapfes* und *Zapfella* in die gleiche Verwandtschaftsgruppe gestellt werden, da die Mündung bei *Simonizapfes* invers ist, d.h., der Mündungsspalt verengert sich nach dem Hinterende zu, ein Merkmal,

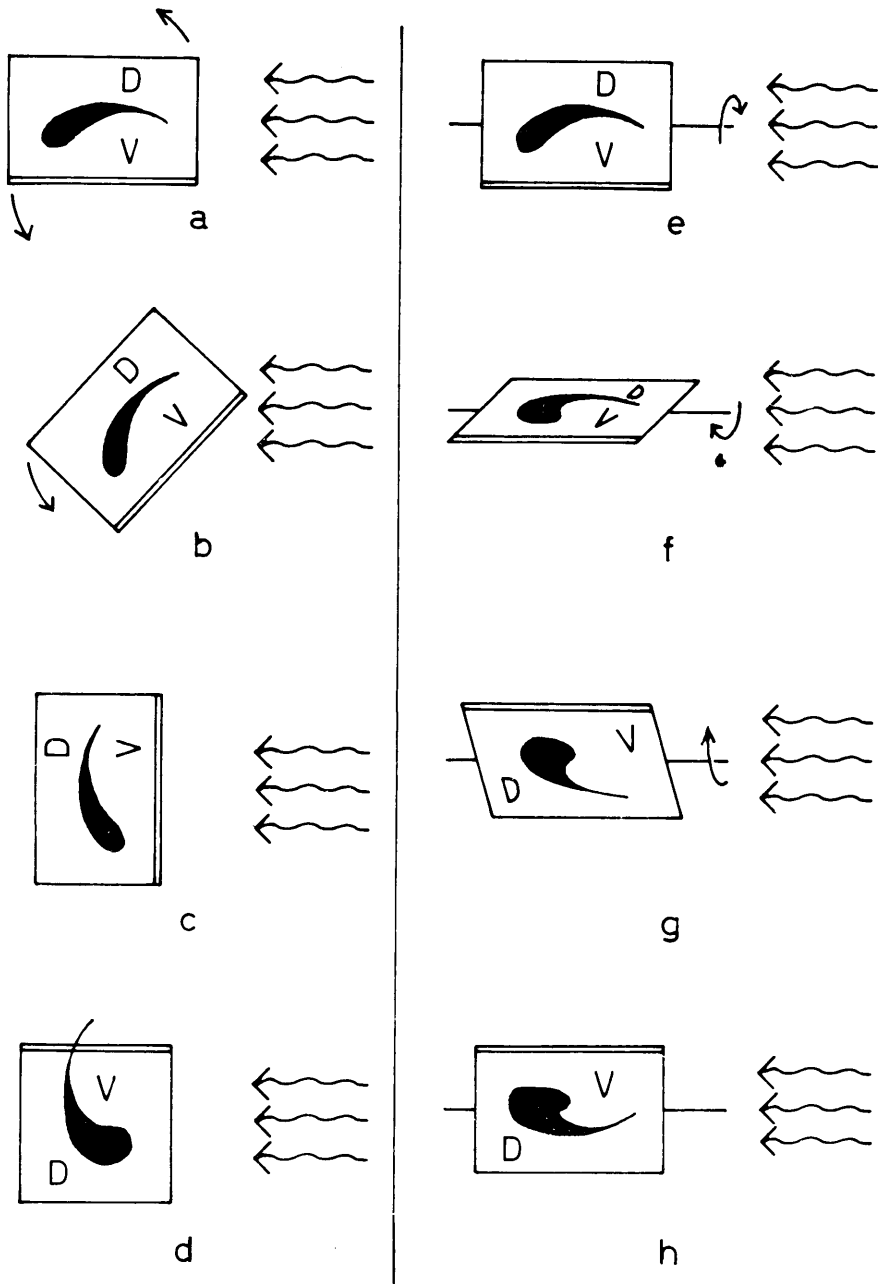


Abb.6. Schema zur Darstellung der unterschiedlichen Drehung während der Metamorphose. a-d = *Balanus* (Thoracica); e-h = *Alcippe* (Acrothoracica). Die gewellten Pfeile geben die Strömungsrichtung des Wassers an.

Fig.6. Diagram to show different rotation during metamorphosis. a-d = *Balanus* (Thoracica); e-h = *Alcippe* (Acrothoracica). The waving arrows indicate the direction of the streaming water.

das sich bei den rezenten *Cryptophialidae* beobachten lässt (Abb.3A, C). Zweifellos sind aber innerhalb der *Acrothoracica* die *Cryptophialidae* mit der hinten zugespitzten Mündung von den *Alcippidae* mit der vorn zugespitzten Mündung zu trennen. Hierbei steht die Mündungsform im Zusammenhang mit der Ausbildung der Cirren und dem Nahrungserwerb. Aus den Beobachtungen an rezenten *Acrothoracica* geht weiterhin hervor, dass die Orientierung beider *Acrothoracica*-vertreter nicht die Hauptströmungsrichtung des Wassers berücksichtigen muss,—*Cryptophialus* nicht, weil sein Fangkorb drehbar ist—besonders aber *Alcippe*, weil sie gar keinen Fangkorb besitzt!

Da bei *Alcippe* die Cirren einerseits reduziert sind und das Wasser durch Mantelkontraktionen in alternierendem Strom in die Loge gepumpt wird und andererseits die Logenmündung nach vorne zu spitz verläuft—und nicht wie bei *Cryptophialus* zum hinteren Körperpol hin (vergl. Abb.3, 4)—ist für SEILACHERS (1968) äusserst suggestiv wirkende Schnittzeichnung (Abb.1e) aus der rezenten Fauna bis jetzt noch keine Vorlage möglich.

Ein unmittelbarer Vergleich der einseitig orientierten Bohrspuren auf Belemnitenrostren mit rezenten *Acrothoracica* ist nicht möglich, da Bohrspuren auf *Nautilus* nicht bekannt sind. Wohl aber kennen wir *Balanomorpha* als Epizoen auf Walen. Diese Cirripedier (*Coronula regina*) bohren sich zwar nicht ein, es wird aber ihr Gehäuse von der Haut des Säugers weitgehend überwachsen, so dass dieser Seepockenverwandte tief in die Walhaut eingebettet wird. Der Cirrenfangkorb der *Coronuliden* zeigt eine signifikant strömungsbezogene Orientierung auf das Kopfende des Trägertiers hin (CRISP und STUBBINGS, 1957). Andere *Balanomorpha* (*Elminius modestus*, *Balanus improvisus*, *Balanus balanoides*) zeigen im Experiment die gleiche Orientierung. Die Antwort auf den Strömungsreiz ist bei diesen unmittelbar nach dem Festheften am grössten. Unter Berücksichtigung der Rotation um die Querachse (Abb.5A–D, 6A–D), deutet das bei der Larve dem Strömungsdruck abgewendete Vorderende nach der Metamorphose zum Adulten gegen den Wasserstrom. Bei den *Acrothoracica* jedoch vertauschen während der Metamorphose Dorsal- und Ventralseite ihre Lage,—hingegen ändern Vorder- und Hinterende ihre Lage zur Strömungsrichtung nicht. Dieser unterschiedliche Ontogeneseschritt von einer gleichen Ausgangsposition der gegen die Strömungsrichtung eingestellten Cyprislarve erklärt die unterschiedliche Orientierung von Vorder- und Hinterende beim definitiven Tier.

Auf eine der *Alcippe*-Metamorphose entsprechende Längsrotation der fossilen *Acrothoracica* weist eine Bemerkung von CODEZ und SAINT-SEINE (1957): “Die ersten Stadien (der Bohrspuren) sind elliptisch und messen 0,3–0,8 mm”. Dies entspricht etwa der Länge der Cyprislarven. ... “bei 0,8–1 mm werden (die Bohröffnungen) kommaförmig”.

Es lässt sich daher aus richtungsgleich orientierten *Balanomorpha* die Hauptströmungsrichtung des Wassers ablesen: sie verläuft so, dass Plankton in den Fangkorb hineingetrieben wird, d.h., die Larven hatten sich beim Festheften

so orientiert, dass der Strömungsdruck ihr Hinterende getroffen hatte. Aus den einseitig orientierten Acrothoracica-Wohnhöhlen in den Belemnitenrostren lässt sich ablesen, dass bei einer den Balanuslarven vergleichbaren, strömungsorientierten Einstellung der Larven während des Einbohrens der Strömungsdruck das Hinterende der entstehenden Loge getroffen haben muss. Dies bedeutet—da in den Belemnitenrostren das Hinterende der Loge gegen die Rostrumspitze gerichtet ist—dass das Wasser von der Spitze ausgehend entlang dem Rostrum strömte. Hieraus folgt zwangsläufig, dass sich auch die Belemniten genau wie die rezenten pelagischen Cephalopoden vorzugsweise nach dem Rückstossprinzip fortbewegten, d.h., mit dem "Rostrum" voraus.

Bei einer im Anschluss an die vorliegende Untersuchung erfolgten Diskussion zwischen Herrn Prof. Seilacher und dem Verfasser wurden mehrere Lücken in unserem Wissen von Acrothoraciden und Cephalopoden besonders deutlich.

Zunächst sei bemerkt, dass *Sepia officinalis* neben dem raschen Rückstossschwimmen mit Hilfe ihres paarigen Flossensaumes auch vorwärts, d.h., Kopfvoran schwimmen kann. Eine solche Bewegung ist auch für Belemniten grundsätzlich nicht auszuschliessen, wenngleich *Sepia* mehr ein Bewohner des Benthos, resp. der oberen Zonen von Zosterawiesen ist. Die gelegentliche, mehr suchende Vorwärtsbewegung von *Sepia* würde höchstwahrscheinlich nicht ausreichen, einer sich anheftenden Cyprislarve genügend Strömungsreiz zu geben, sich orientiert anzusiedeln. Unbefriedigend bleibt indes die Annahme, dass Belemniten bei der Nahrungsaufnahme sich nicht auch mit dem Mundende nach vorn hätten bewegen können. Lebendbeobachtungen von typischen Pelagiern wie *Loligo* können hier weitere Indizien liefern.

Eine andere Frage harret der abschliessenden Beantwortung, nämlich die des Einbohrvorgangs der Acrothoracidenlarve. Wie erwähnt ist der Cypris ohne Carapax ein mechanisches Eindringen ins Substrat nicht möglich. Andererseits zeigen Ausgüsse fossiler Logen deutliche Raspelmarken. Es scheint, als ob die Säureätzung ein mechanisches Eindringen nicht ausschliesst. Möglicherweise beginnt die Larve mit einem ätzenden Eindringen, das durch mechanisches Weitervordringen unterstützt oder abgelöst wird. Hinreichende Lebendbeobachtungen hierzu stehen noch aus.

LITERATUR

- CODEZ, J. und SAINT-SEINE, R., 1957. Révision des cirripèdes acrothoraciques fossiles. *Bull. Soc. Géol. France*, 7: 699–719.
- CRISP, D. J., 1955. The behaviours of barnacle cyprids in relation to water movement over a surface. *J. Exp. Biol.*, 32: 569–590.
- CRISP, D. J. und BARNES, H., 1954. The orientation and distribution of barnacles at settlement with particular reference to surface contour. *J. Animal Ecol.*, 23: 142–162.
- CRISP, D. J. und STUBBINGS, H. G., 1957. The orientation of barnacles to water currents. *J. Animal Ecol.*, 26: 179–196.

- KRÜGER, P., 1940. *Cirripedia*, in *Bronns Klassen und Ordnungen*. Akademische Verlag., Leipzig, 560 pp.
- KÜHNERT, L., 1934. Beitrag zur Entwicklungsgeschichte von *Alcippe lampas*. *Z. Morphol. Ökol. Tiere*, 29: 00–00.
- MÄGDEFRAU, K., 1937. Lebensspuren fossiler “Bohr”-Organismen. *Beitr. Naturk. Forsch. S.W.-Deutschland*, 2: 53–67.
- PETRICONI, V., 1969. Zur Funktionsmorphologie der Mundwerkzeuge der Cirripedia. *Verhandl. Deut. Zool. Ges.*, 33: 539–547.
- RUNNSTRÖM, S., 1925. Zur Biologie und Entwicklung von *Balanus balanoides*, 2. *Bergens. Mus. Aarb. Naturvid. Raekke*, 25: 1–46.
- SCHÄFER, W., 1938. Bewuchsverteilung von Seepocken (Balaniden) im Gezeitengürtel. *Natur Volk*, 68: 11.
- SCHÄFER, W., 1952. Biologische Bedeutung der Ortswahl bei Balanidenlarven. *Senckenbergiana*, 33: 235–246.
- SEILACHER, A., 1968. Swimming habits of belemnites—recorded by boring barnacles. *Palaeogeography, Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 4: 279–285.
- TOMLINSON, J. T., 1955. The morphology of an Acrothoracican barnacle *Trypetesa lateralis*. *J. Morphol.*, 69: 97–114.
- UTINOMI, H., 1957a. Studies on the Cirripedia Acrothoracica, I. Biology and external morphology of the female of *Berndtia purpurea* UTINOMI. *Publ. Seto Marine Biol. Lab.* 6(1): 1–26.
- UTINOMI, H., 1957b. Studies on the Cirripedia Acrothoracica, II. Internal anatomy of the female of *Berndtia purpurea* UTINOMI. *Publ. Seto Marine Biol. Lab.*, 6(1): 224–279.
- UTINOMI, H., 1963. Studies on the Cirripedia Acrothoracica, IV. Morphology of the Female of *Balanodytes taiwanus* UTINOMI. *Publ. Seto Marine Biol. Lab.*, 11(1): 57–73.
- UTINOMI, H., 1964. Studies on the Cirripedia Acrothoracica, V. Morphology of *Trypetesa habei* UTINOMI. *Publ. Seto Marine Biol. Lab.*, 12(2): 117–132.
- ZAPFE, H., 1936. Spuren bohrender Cirripedier an Gastropodengehäusen des Miozäns. *Senckenbergiana*, 18: 130–134.