

Über die Cicatrix der Nautiloideen

HEINRICH K. ERBEN und GERD FLAJS, Bonn*)

Mit Tafel 5, 6 und 2 Textabbildungen

Inhaltsübersicht

Zusammenfassung und Summary	59
Einführung	60
Definition des Begriffs „Cicatrix“	61
Morphologische Befunde	61
Diskussion	64
Literaturnachweis	66

Zusammenfassung

Die im kalkigen Gehäuse-Apex bestimmter Nautiloidea auftretende Cicatrix ist ein frühontogenetisches Oberflächenrelief, das in einer noch flexiblen, noch nicht kalzifizierten, nur aus organischer Substanz bestehenden Vorstufe der Schale (Initialkappe) gebildet worden war, und das die Erhaltung seiner Form der anschließenden Verkalkung verdankt. Die radiale Orientierung eines Teils seiner Skulpturelemente deutet auf Schrumpfung der Kappe hin, eine gleichgerichtete Ablenkung der Runzeln auf einseitig bevorzugte Zugbeanspruchung durch ein frühontogenetisches Haftorgan (jedoch wahrscheinlich nicht durch den Spho).

Summary

The so-called cicatrix occurring in the calcareous shell apex of the living *Nautilus* and of certain fossil nautiloids is a purely superficial formation consisting in a particular configuration of the relief. It has been formed in a flexible, originally not yet calcified and completely organic precursor stage of the shell (initial disc), and the final preservation of its morphology is caused by subsequent calcification. The radial orientation of ridgelike wrinkles suggests previous shrinking of the organic disc. An unilateral flexion and deviation of certain tiny wrinkles toward the ventral side indicates tension exerted by some early ontogenetic organ of attachment but probably not by the siphuncle.

*) Anschrift der Verfasser: Prof. Dr. H. K. ERBEN, Dr. G. FLAJS, Institut für Paläontologie, 53 Bonn, Nußallee 8.

Einführung

1696 hat R. HOOKE auf der Schalenoberfläche des Apex beim rezenten *Nautilus pompilius* L. (J. BARRANDE zufolge erstmalig) eine auffallende Bildung beobachtet, die zunächst den Eindruck einer Vernarbung erweckte und die in der Literatur daher als „Narbe“ oder „Cicatrix“ bezeichnet wird. Dieselben und ähnliche Gebilde wurden später durch J. BARRANDE (1877), A. HYATT (1872—1900), J. F. BLAKE (1882), O. H. SCHINDEWOLF (1933) und H. RISTEDT (1971) teils erneut beim lebenden *Nautilus*, teils auch bei fossilen Vertretern der Nautilida und gewisser Orthocerida (? sowie Oncocerida) nachgewiesen.

Hinsichtlich der Bedeutung dieser Cicatrix bestand bisher allerdings keine Einheitlichkeit der Auffassung. A. HYATT, der sich mit diesem Problem im Zusammenhang mit der Apicalbildung von *Trematoceras* auseinandergesetzt hatte (1884, 1889, 1894), vertrat die Auffassung, es handle sich insofern um eine echte Vernarbung, als die Cicatrix die Spur einer ursprünglichen Öffnung darstelle. Dem kalkigen Gehäuseanfang, also der ersten Gehäusekammer, gehe ein aus organischer Substanz gebildeter, weichwandiger Behälter als eigentlicher Protoconch voraus, der nach Bildung der ersten Kammer des Kalkgehäuses abgestoßen werde. Die zurückbleibende Schalenöffnung werde nachträglich durch eine sekundäre Kalkausscheidung des Mantels verschlossen und stelle in dieser Form nun die Cicatrix dar.

Gegen eine solche Deutung hatten sich bereits J. BARRANDE (1877: 46, 59) und W. BRANCO (1880: 46) ausgesprochen, u. zw. aus Gründen der biologischen Unwahrscheinlichkeit. Auch A. NAEF (1921), der als Protoconch die erste Kammer des kalkigen Gehäuses auffaßte, und ebenso L. F. SPATH (1933), widersprachen der von HYATT vorgebrachten Interpretation. Immerhin war diese insofern nicht völlig abwegig, als Truncaturen früher Gehäuseteile bei fossilen nautiloiden Cephalopoden durchaus auftreten. Daß sie dennoch nicht haltbar ist, ergibt sich aus den Beobachtungen von J. F. BLAKE (1882: 26), A. APPELLÖF (1893: 87, 90) und O. H. SCHINDEWOLF (1933), die aufgrund lichtmikroskopischer Untersuchungen von Querschliffen feststellten, daß die Gehäusewand des Apex von *Nautilus* im Bereich der Cicatrix keinerlei Unterbrechung oder sekundäres, pfpfenartig eingeschaltetes Schalenmaterial aufweist. Daraus zog SCHINDEWOLF nicht nur den Schluß, daß die Cicatrix keine echte Narbe ist,¹⁾ sondern auch, daß der ersten kalkigen Kammer keine gesonderte Kammer aus organischer Substanz vorgelagert war, mit anderen Worten, daß der vorhandene Apicalabschnitt selbst den Protoconch darstellt. Die Vorstellung, es könne sich bei der Cicatrix um ein geschrumpftes Conchiolingebilde handeln, lehnte SCHINDEWOLF ab bzw. ließ sie allenfalls für ein Exemplar von *Trochoceras* (1933: Taf. 1, Fig. 5b, 6b) als eventuell möglich gelten. Andererseits bewog die einer oberflächlichen Eindelung entsprechende Form der Cicatrix SCHINDEWOLF, diese als eine Vertiefung zu deuten, welche entweder zur besseren Verankerung des Siphos angelegt oder möglicherweise durch eine Zugwirkung des Siphos oder des Prosiphos hervorgerufen wurde (1933: 34, 35).

Auch diese Deutung war allerdings nicht ganz unproblematisch, denn der lebende *Nautilus* besitzt ja keinen Prosiphos, und das Caecum seines Siphos bleibt von der Apicalwand streng geschieden. Ferner enthielt die SCHINDEWOLF'sche Konzeption auch keine Erklärung, (a) wieso die starre Kalkwand des Apex einer Zugbeanspruchung flexibel nachgeben sollte, und (b), warum in der Regel nur

¹⁾ Dennoch sollte der Name „cicatrix“ oder „Narbe“ beibehalten werden, weil er sich weitgehend eingebürgert hat (— schließlich ist auch der „Trichter“ der Cephalopoden kein echter Trichter, der „Fuß“ der Gastropoden kein echter Fuß).

die Schalenaußenfläche, nicht aber auch gerade die Innenfläche die bewußten Reliefunterschiede aufweist. In Anbetracht dieser noch offen stehenden Fragen haben wir die Cicatrices und Apicalbereiche bei drei Exemplaren von *Nautilus pompilius* L. sowie bei einem Exemplar von *Nautilus scrobiculatus* SOLANDER, einem Exemplar der kretazischen *Aturia (Sphenaturia) felschi* IHERING, einem Exemplar des triadischen *Trematoceras* sp. und sechs Exemplaren des oberkarbonischen *Pseudorthoceras* sp. im REM untersucht, mit dem Ziel, einer weniger widersprüchlichen Deutung näherzukommen.

Definition des Begriffs „Cicatrix“

Eine exakte Definition ist bisher noch nicht gegeben worden, auch fällt die Abgrenzung dieses Begriffs ziemlich schwer, weil die verschiedenen bisher beschriebenen Typen der Cicatrix bzw. der Apicalbereiche durch morphologische Übergänge miteinander verknüpft sind. Da aber die beim lebenden *Nautilus* bestehenden Verhältnisse nicht nur besonders typisch sind, sondern auch erstmalig zur Verwendung des Ausdrucks Cicatrix Anlaß gegeben haben (Priorität), wird es richtig sein, diese unserer Definition zu Grunde zu legen. Demzufolge ist als „cicatrix“ der zentrale Teil des Gehäuse-Apex aufzufassen, wenn er

- noch weitgehend frei von Anwachsstreifen und echten Skulpturelementen (Querrippen, Längsleisten, u. ä.) bleibt, und
- durch eine Ringdepression (Furche) oder wenigstens einen leichten Reliefknick oder ein bis zwei grubenartige, Teilen einer Ringdepression entsprechende Einsenkungen oralwärts begrenzt wird, und (eventuell) auch
- ein von feinen Runzeln radial und/oder konzentrisch umgebenes elliptisches oder als Medianfurche entwickeltes Mittelfeldchen besitzt.

Damit ist die als Cicatrix definierte Region etwas umfangreicher als nur das von Radialrunzeln umgebene Mittelfeldchen. Eine scharfe, adorale Begrenzung kann nicht definiert werden, doch könnte man davon ausgehen, daß die Cicatrix noch vor einer Grenzzone (äußerste Ringdepression oder zumindest leichter Reliefknick) etwa dort endet, wo die erste echte Schalenkulptur (Rippen und Leisten) beginnt. In manchen Fällen könnte man diese Grenze in jenem Gehäuseteil suchen, in welchem nach ERBEN, FLAJS & SIEHL (1969) und nach RISTEDT (1971) bei *Pseudorthoceras* die Perlmutter-schicht einsetzt. Allerdings ist dieses Strukturmerkmal kein allgemein gültiges Kriterium, sicherlich nicht bei *Nautilus* und *Sphenaturia*. — Nicht als Cicatrix wird der von RISTEDT 1971 beim *Parasphaerorthoceras*-Typ beschriebene, spitze und kalkige Apical-Dorn aufgefaßt.

Morphologische Befunde

Für den Gehäuseanfang von *Trematoceras* gelten die bisher bereits bekannten Bedingungen: eine schräg geneigte, furchenartige oder zumindest als Reliefknick entwickelte Ringdepression begrenzt eine kammartige, apicale Erhebung. Runzeln oder Fältchenelemente der Oberfläche wurden noch nicht beobachtet, doch mag ihr Fehlen auf die üblicherweise weniger günstige Erhaltung zurückzuführen sein.

Bei orthoconen Nautiloideen hat H. RISTEDT (1971) mehrere Typen von Apices beschrieben und abgebildet, von welchen einige eine Cicatrix besitzen, nämlich der *Pseudorthoceras*-Typ, der *Nautilus*-Typ, der *Merocycloceras*-Typ und der *Kionoceras*-Typ. (Uns selbst lag orthocones Material vor, das dem *Pseudorthoceras*- und dem *Nautilus*-Typ angehört). Beim *Pseudorthoceras*-Typ entsprechen die dorsale und ventrale Eintiefung Teilen der (anderwärts vollständig ausgebildeten) Ringdepression. Daß zusätzlich auch feine subkonzentrische runzelartige Streifen auftreten, zeigt sich nur ausnahmsweise, nämlich nur bei besonders guter Erhaltung der Schalenoberfläche (z. B. RISTEDT 1971: Taf. 28, Fig. 16, unterster Teil, und Taf. 29, Fig. 2, ventrale Hälfte, sowie bei einem un-

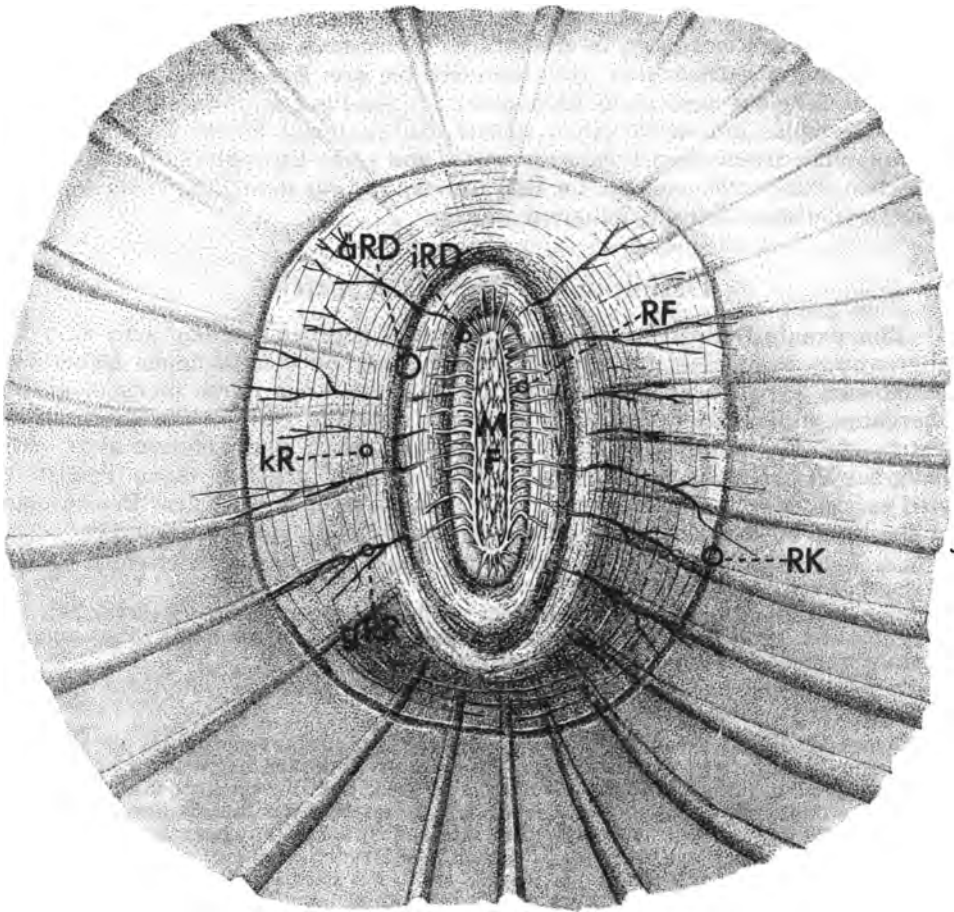


Abb. 1: Schematische Darstellung der morphologischen Elemente einer Cicatrix; ventral = unten; ohne Maßstab.

- MF = Mittelfeldchen
- iRD = innere Ringdepression
- äRD = äußere Ringdepression
- RF = Radialfalten
- RK = Reliefknick
- kR = konzentrische Runzeln
- gRR = gegabelte Radialrunzeln

serer Exemplare, bei welchem die Tendenz zu einer mehr vollständigen Ausbildung der Ringdepression vorhanden ist). Besonders auffallend ist die Ausbildung von — in diesem Fall radial gestellten — Runzelleistchen beim *Merocycloceras*-Typ (RISTEDT, 1971: Taf. 28, Fig. 21, 22 und Taf. 29, Fig. 3), bei dem sich diese sogar noch über den eigentlichen Cicatrix-Bereich oralwärts ein wenig fortsetzen.

Für eine Funktionsdeutung erscheinen sodann vor allem die Verhältnisse beim *Nautilus*-Typ bedeutsam, und zwar besonders deshalb, weil hier beim rezenten nautiliconen Material auch die feinsten Einzelheiten des Oberflächenreliefs — vor allem im Bereich des Mittelfeldchens — weit besser erhalten sind als bei den fossilen orthoconen Exemplaren. Die nachfolgende Beschreibung

stützt sich somit auf die Beobachtungen an 3 Cicatrices des rezenten *Nautilus pompilius* L., einer des gleichfalls rezenten *N. scrobiculatus* SOLANDER, sowie einer hervorragend erhaltenen Cicatrix der oberkretzischen *Aturia (Sphenaturia) felschi* IHERING:

Alle diese Cicatrices ähneln einander in den morphologischen Grundzügen, während sich in kleinen Details individuelle Abweichungen und spezielle Züge ergeben können. In allen Fällen ist ein dorsoventral ausgerichtetes, schmal elliptisches Mittelfeldchen vorhanden, das an seinen Längsrändern weit schärfer begrenzt ist als an seinen Polen. Es kann jederseits von einer schmalen, seichten Furchendepression begrenzt sein, die entweder durchläuft oder an einem der beiden Pole (ventral, dorsal) aussetzen kann. Oralwärts von ihr folgen ein oder zwei konzentrisch angeordnete, etwas breitere Ringdepressionen, die gleichfalls auf der ventralen oder dorsalen Seite verklingen können, während sie am entgegengesetzten Pol etwas kräftiger eingesenkt werden können. Dieser gesamte Bereich ist insofern skulpturlos, als die nautilide frühontogenetische „Gitterskulptur“ noch nicht entwickelt ist: sowohl die konzentrischen geradlinigen Anwachsstreifen als auch die (in der Aufsicht auf den Apex) radial stehenden Längsleisten der Skulptur fehlen noch weitgehend. Dennoch ist die Oberfläche nicht vollständig glatt, sondern von überaus feinen Runzeln bedeckt. In manchen Fällen treten subkonzentrisch angeordnete, den Außenrändern des Mittelfeldchens annähernd parallel verlaufende, sich gelegentlich sogar schwach verzweigende Runzelchen auf (Taf. 5, Fig. 3, 5, 6; Taf. 6, Fig. 1). Stets aber sind gleichfalls feine, vom Außenrand des Mittelfeldchens radial ausstrahlende, etwas kräftigere Runzeln und Fältchen vorhanden. Diese können spießbeckig von einer anderen Generation ähnlicher Fältchen überlagert bzw. überkreuzt werden (Taf. 5, Fig. 4; Taf. 6, Fig. 2). In der ventralen Hälfte des Mittelfeldchens erscheinen die inneren randlichen Ansätze der Radialrunzelchen in ventraler Richtung knickartig abgelenkt bzw. „geschleppt“ (Taf. 5, Fig. 6; Taf. 6, Fig. 3, 4). In manchen Fällen können auch kräftige Querfalten ausgebildet sein, die normal zur Längsachse der Cicatrix über das ventrale Ende des Mittelfeldchens verlaufen (Taf. 5, Fig. 6). In adoraler Richtung verklingen diese Radial-Runzelchen, wobei sich ihre distalen Enden gelegentlich leicht verzweigen (Taf. 6, Fig. 1).

Unter der Cicatrix von *Nautilus* laufen sämtliche Schalenschichten der kalkigen Apicalwand ohne Unterbrechung hindurch (ERBEN, FLAJS & SIEHL, 1969: Taf. 11, Fig. 4, 5) und dasselbe ist bei *Pseudorthoceras* der Fall (ERBEN, FLAJS & SIEHL, 1969: Taf. 10, Fig. 1, 1a; Abb. 7), wobei hier allerdings zu bedenken bleibt, daß etwa im Bereich der äußersten Ringdepression, wie RISTEDT bei *Kionoceras* ? gezeigt (1971: Taf. 30, Fig. 1, 2; Abb. 2) und für *Pseudorthoceras* erwähnt hat, die Perlmuttertischschicht einsetzt — nicht aber bei *Nautilus* und *Aturia (Sphenaturia)*, wo diese Schicht schon im Zentrum des Apex vorhanden ist bzw. erst in einem ontogenetisch späteren Stadium auftaucht (vgl. pmI und pmII in ERBEN, FLAJS & SIEHL, 1969: Abb. 9, 10, 11 und 12²⁾). Ein Sich-Durchpausen des Cicatrix-Reliefs auf die Innenfläche der kalkigen Apexwand oder auch nur auf die Innenfläche der äußeren Prismenschicht haben wir bisher ebensowenig beobachtet wie RISTEDT (1971). Die Cicatrix ist also eine Relief-Konfiguration, die völlig auf die Schalenaußenfläche beschränkt ist. Daher steht sie auch mit dem Siphon in keinerlei Kontakt, zumal dessen Caecum bei *Nautilus* von der Apexwand auch noch durch den kalkigen Abschluß der Septaldute geschieden bleibt (vgl. ERBEN, FLAJS & SIEHL, 1969: Abb. 8; auch MUTVEI, 1964: Abb. 26, 30A).

²⁾ In der l.c.-Abbildung 9 wird, vorauf Herr Kollege W. BLIND (Gießen) aufmerksam gemacht hat, eine Richtigstellung notwendig, durch welche die Verhältnisse im Prinzip den in l.c.-Abbildungen 10 und 12 dargestellten ähnlich werden.

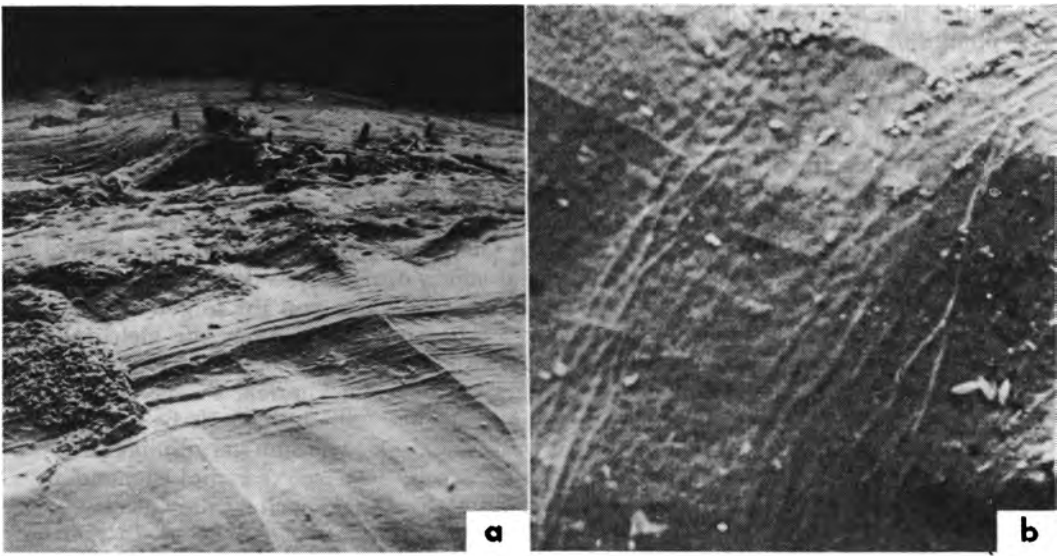


Abb. 2: *Nautilus pompilius* L.
 a) schräger Blick auf die Cicatrix; Radialfalten, überlagert von Längsfalten parallel zur Längserstreckung des Mittelfeldchens;
 × 70; Proben-Nr. E7, ANr. 13/11A.
 b) sich verzweigende Längsfalten, die Radialfalten überlagern;
 × 300; Proben-Nr. E7, ANr. 13/4A.

Diskussion

Cicatrices sind entgegen gelegentlich geäußerten Vermutungen (vgl. die Diskussion bei SCHINDEWOLF, 1933: 36—38) bei Ammonoideen bisher noch nie mit Sicherheit nachgewiesen worden. Was hier im Einzelfall den irreführenden Eindruck einer Cicatrix erwecken kann, sind entweder leichte Beschädigungen am Steinkern des Protoconchs, bei welchen winzige Zwickelpartien zwischen dem Prosipho und der Steinkernoberfläche abgesprungen sind (vgl. A. K. MILLER, 1938: Taf. 6, Fig. 7; G. PETTER, 1959: Taf. 26, Fig. 1), oder etwas abweichend geformte einfache, kreisförmige, nicht näher identifizierbare Depressionen (vgl. SCHINDEWOLF, 1933: Taf. 4, Fig. 3). („Pseudo-cicatrices“ der erstgenannten Art treten niemals im eigentlichen, hier eingerollten Apex auf). Auch bei Vertretern der Bactritina sowie der Sphaerorthoceraten ist trotz Durchsicht eines umfangreichen Materials (Bactritina: ERBEN; Sphaerorthoceraten lt. mündlicher Auskunft von H. RISTEDT) eine echte Cicatrix noch nie beobachtet worden.

Was die Cicatrices von Michelinoceraten betrifft, so sollte den bei *Kionoceras ? hyatti* (BARRANDE) durch SCHINDEWOLF zitierten Bildungen (1933: Taf. 1, Fig. 1b, 2b) wegen ihrer unähnlichen Gestaltung vorsichtige Zurückhaltung entgegengebracht werden. In jüngerer Zeit hat jedoch RISTEDT (1971) eine gewisse Anzahl von apicalen Bildungen michelinocerater Gehäuseanfänge bekannt gemacht, bei welchen es sich ebenso wie bei *Trematoceras* sehr wohl um mit der Cicatrix unmittelbar vergleichbare Gebilde handelt. In allen diesen Fällen von stratigraphisch älterem Fundmaterial sind trotz Schalenhaltung letzte Feinheiten des Schalenreliefs zumeist verloren gegangen, auch besteht häufig ein kleiner, aber nicht grundsätzlicher Formunterschied gegenüber der Cicatrix der eingerollten Nautiliden, auf die sich unsere deutende Betrachtung hier be-

schränken soll, weil sie i. d. R. weit besser erhalten und in der Zahl ihrer beteiligten Reliefelemente weit stärker ausdifferenziert sind:

Obwohl kleine Einzelheiten, wie etwa die Tiefe oder Kontinuität der Ringdepressionen oder die Zahl und der genaue Verlauf der Radialfältchen von Individuum zu Individuum leicht variieren, besteht hinsichtlich der grundlegenden morphologischen Züge Einheitlichkeit: In allen unseren Präparaten eingerollter Nautiloideen zeigt sich, daß die drei Schalenschichten der Apicalwand ohne die geringste Unterbrechung durchlaufen und daß ferner dem von der Cicatrix gebildeten Außenrelief keinerlei entsprechendes Innenrelief gegenübersteht. Stets ist ein elliptisches Mittelfeld vorhanden, stets auch strahlen von ihm die Radialfältchen aus, und in allen Fällen werden diese in der einen oder anderen Weise von anderen Fältchen spießbeckig oder quer überlagert. Nur diese kontinuierlich auftretenden Merkmale können also zu einer Deutung herangezogen werden.

Bei dieser gehen wir von folgenden Überlegungen aus:

- 1) Das ungestörte Durchlaufen aller Schalenschichten im Zentralteil des Apex — nun auch rasterelektronenmikroskopisch erwiesen — bestätigt die Befunde älterer Autoren: Die Cicatrix ist keine Narbe, sondern ein reines Reliefgebilde dieser zentralen Partie.
- 2) Da die Innenfläche des Apex glatt bleibt und in keiner Weise modifiziert ist, und dasselbe für die Innengrenze der äußeren Prismenschicht gilt, stellt die Cicatrix eine entsprechende Relief-Konfiguration ausschließlich der Schalenoberfläche dar.
- 3) Das Vorhandensein der radialen runzelartigen Fältchen, die Überkreuzung mehrerer ihrer „Generationen“ sowie ihre gelegentliche Verzweigung zugleich mit ihrem oral gerichteten Ausklingen entsprechen vollauf dem Bild, das entsteht, wenn ein kappenartiges Gebilde mit weicher, dünner, flexibler Wand einer leichten Schrumpfung unterzogen wird.

(Sehr ähnliche morphologische Erscheinungen haben wir an der Oberfläche von rezentem Conchiolin angetroffen, das vom lebenden *Nautilus* stammt und bei Austrocknung geschrumpft ist (Taf. 6, Fig. 5). Denselben Aspekt läßt das eingetrocknete und geschrumpfte Caecum des lebenden *Nautilus* erkennen (Taf. 6, Fig. 6). In fossilem Zustand hat ihn H. RISTEDT im Caecum des karbonischen *Pseudorthoceras knoxense* (McCHESNEY) beobachtet (1971: Taf. 37, Fig. 6, 7, 8).)

- 4) Die in ihrer Form etwas variierenden, nicht ganz regelmäßigen Ringdepressionen sprechen für die Ausübung einer leichten Zugkraft, welche aus dem Inneren der Kappe auf die etwas elastische Wand einwirkte: die ventralwärts gerichtete Schleppung bzw. Ablenkung der Radialfältchen an den Rändern des elliptischen Mittelfeldes sowie die fallweise Ausbildung von Querfalten deuten auf eine einseitig, nämlich ventralwärts, etwas verstärkte Zugrichtung hin.
- 5) Da diese Merkmale der apicalen Schaleninnenseite fehlen und da diese Effekte unmöglich an einer bereits verkalkten und somit starren Schalenwand erzielt sein können, scheint kein anderer Schluß möglich zu sein, als daß sie in einer flexiblen, dünnhäutigen, aus organischer Substanz bestehenden Kappe vorgebildet wurden und aufgrund einer darunter anschließend einsetzenden Verkalkung als beständige Reliefelemente erhalten geblieben sind (— was sich auch in H. RISTEDT's Schliffpräparat 1971: Taf. 30, Fig. 1 anzudeuten scheint).

Alle diese Beobachtungen und Erwägungen legen eindringlich die Deutung nahe, daß die Cicatrix eine ontogenetisch sehr frühe, organische Initialkappe darstellt (Homologon des späteren Periostrakum?), die nicht abgestoßen wird und unter welcher anschließend durch Anlagerung von aragonitischem Material

die Bildung der (eigentlichen) Kalkschale erfolgt. Der auf die zentralen Teile dieser Kappe ausgeübte Zug kann allerdings nicht von einem Prosipho stammen, da dieser bei *Nautilus* nicht ausgebildet ist. Auch das siphonale Caecum ist bei dieser Gattung hierzu nicht in der Lage, denn es wird an seinem apicalen Ende völlig von der Kalkwand der Septaldute umgeben, die beim ersten Septum vollständig geschlossen ist und das Caecum von der Innenfläche des Apex scheidet. (Auch dürfte in dem frühen Stadium, in welchem sich die Initialkappe bildet, das siphonale Caecum wahrscheinlich noch nicht entwickelt sein). So ist also anzunehmen, daß der auf die Initialkappe ausgeübte Zug von einem frühontogenetischen Haftorgan stammt, ohne daß dieses genauer bezeichnet werden könnte. Es mag sein, daß es sich um eine Vorstufe des Haftmuskels handelt, der seine endgültige, typische Ausbildung allerdings erst nach Abschluß der Apex-Verkalkung erreichen dürfte, da dieser letzteren erst dann die innerste Lage, also die innere Prismenschicht, hinzugefügt wird, welche als Myostrakum bekanntlich vom myoadhesiven Epithel der Muskelinsertion ausgeschieden wird.

Unsere Deutung ist aus den morphologischen Befunden abgeleitet und bedarf natürlich noch der Nachprüfung am lebenden Objekt, doch ist es ja bisher leider noch niemandem gelungen, die Frühontogenese des lebenden *Nautilus* an geeignetem Material unmittelbar zu untersuchen. Immerhin steht unsere Interpretation mit den biologischen Gegebenheiten in recht gutem Einklang, denn die Bildung von rein organischen Initialkappen als Vorstufen der späteren Kalkschale ist bei marinen Gastropoden und Pelecypoden keineswegs ungewöhnlich. Auch kann gelegentlich (u. zw. dort, wo diese Kappe nicht etwa nachträglich abgestoßen wird) auf der apicalen, später verkalkten Oberfläche eine leichte, unregelmäßige Runzelung beobachtet werden, die im Prinzip (wenn auch nicht im morphologischen Detail) den Fältchen der Cicatrix entspricht.

Abschließend sei noch hervorgehoben, daß die Cicatrix bisher nur bei Cephalopoden festgestellt wurde, für die aus anderen Gründen wahrscheinlich ist, daß sie keine freien Larvenstadien besitzen, sondern eine direkte Entwicklung in der ein großes, besonders dotterreiches Ei enthaltenden Kapsel durchlaufen (ERBEN 1964, 1966; EICHLER & RISTEDT, 1966; ERBEN, FLAJS & SIEHL 1968, 1969). Andererseits ist die Cicatrix offenbar bei solchen Cephalopoden nicht entwickelt (Sphaerorthoceratidae, Bacritina, Ammonoidea), die mit großer Wahrscheinlichkeit freie Larvalstadien entwickelt haben (ERBEN, 1964, 1966; ERBEN, FLAJS & SIEHL, 1968, 1969). Dieser Umstand führt zu der Vermutung, daß zwischen der Ausbildung einer Cicatrix, also einer organischen Initialkappe, und der frühontogenetischen Entwicklungsweise ein gewisser Zusammenhang besteht, doch bleibt noch unklar, welcher Art dieser ist. Vielleicht können künftige Vergleichsuntersuchungen an rezenten marinen Gastropoden zur Klärung dieser Frage beitragen.

Eingang des Manuskriptes am 9. 11. 1974

Literaturnachweis

- APPELLÖF, A.: Die Schalen von *Sepia*, *Spirula* und *Nautilus*. Studien über den Bau und das Wachstum. — Svenska Vetensk. Akad. Handl., N. F. 25, II, No. 7, 106 S., Stockholm (1893).
- BARRANDE, J.: Système Silurien du Centre de la Bohême. I. Recherches Paléontologiques, 2, Classe des Mollusques, Ordre des Céphalopodes, 5, Prague (1877).
- BARRANDE, J.: Céphalopodes. Etudes générales. Extraits du Système Silurien du Centre de la Bohême. Vol. II, Texte V, Prague (1877).
- BATHER, F. A.: Cephalopod beginnings. — Nat. Sci., 5, 422—436, London und New York (1894).

- BLAKE, J. F.: A monograph of the British Fossil Cephalopoda. 1. Introduction and Silurian species. 248 S., London (1882).
- BRANCO, W.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der fossilen Cephalopoden. Teil II. — *Palaeontographica*, 27, 12—81, Cassel (1880).
- EICHLER, R. & RISTEDT, H.: Untersuchungen zur Frühontogenie von *Nautilus pompilius* (LINNÉ). — *Paläont. Z.*, 40, 173—191, Stuttgart (1966).
- EICHLER, R. & RISTEDT, H.: Isotopic evidence on the early life history of *Nautilus pompilius* (LINNÉ). — *Science*, 153 (3737), 734—736, New York (1966).
- ERBEN, H. K.: Die Evolution der ältesten Ammonoidea. I. — *N. Jb. Geol.-Paläont. Abh.*, 120, 107—212, Stuttgart (1964).
- ERBEN, H. K.: Über den Ursprung der Ammonoidea. — *Biol. Reviews*, 41, 641—658, Cambridge (1966).
- ERBEN, H. K., FLAJS, G. & SIEHL, A.: Ammonoids: Early ontogeny of ultramicroscopical shell structure. — *Nature*, 219, 396—398, London (1968).
- ERBEN, H. K., FLAJS, G. & SIEHL, A.: Die frühontogenetische Entwicklung der Schalenstruktur ectocochleater Cephalopoden. — *Palaeontographica*, A, 132, 54 S., Stuttgart (1969).
- HYATT, A.: The evolution of the Cephalopoda. — *Science*, 3, 122—127, 145—149, Cambridge, Mass. (1884).
- HYATT, A.: Genesis of the Arietidea. — *Smithsonian Contr.*, 26, Art II, (673), 238 S., Washington (1889).
- HYATT, A.: Phylogeny of an acquired characteristic. — *Proc. Amer. Philos. Soc.*, 32, 349—647, Philadelphia (1894).
- MILLER, A. K.: Devonian ammonoids of America. — *Spec. Papers, Geol. Soc. Amer.*, No. 14, 262 S., Baltimore (1938).
- MUTVEI, H.: On the shells of *Nautilus* and *Spirula* with notes on the shell secretion in non-cephalopod molluscs. — *Ark. Zool.*, 16, (14), 221—278, Stockholm (1964).
- NAEF, A.: Die Cephalopoden. — *Faune e Flora di Golfo de Napoli*. — *Stazione Zool. Napoli, Mon.* 35, pt. 1, 1, 55—78, Roma (1921—1923).
- PETTER, G.: Goniatites dévoniennes du Sahara. — *Publ. Service carte géol. Algérie, Ser. A*, No. 3166, 313 S., Alger (1959).
- RISTEDT, H.: Zum Bau der orthoceriden Cephalopoden. — *Palaeontographica* A, 137, 155—159, Stuttgart (1971).
- SCHINDEWOLF, O. H.: Vergleichende Morphologie und Phylogenie der Anfangskammern tetrabranchiater Cephalopoden. — *Abh. preuß. geol. L. A., N. F.* 148, 115 S., Berlin (1933).
- SPATH, L. F.: The evolution of the Cephalopoda. — *Biol. Reviews, Cambridge Philos. Soc.*, 8, 418—462, Cambridge (1933).

Bei allen Figuren handelt es sich um REM -Aufnahmen C-bedampfter Objekte, die bei 20 K V abgebildet wurden.

Tafel 5

Fig. 1, 2: *Nautilus pompilius* L., rezent.

Fig. 1: Aufsicht auf den Apex mit der Cicatrix.
× 16; Proben-Nr. C17, ANr. 5/1.

Fig. 2: Dorsalabschnitt der Cicatrix mit scharf begrenztem Mittelfeldchen, Radialfalten und deutlicher Ringdepression.
× 87; Proben-Nr. E5, ANr. 12/23A.

Fig. 3, 4: *Aturia (Sphenaturia) felschi* IHERING, Kreide, Feuerland.

Fig. 3: Aufsicht auf die Cicatrix; undeutliches Mittelfeldchen, deutliche Radialfalten, die von feinen, dem Mittelfeldchen parallelen Runzeln überlagert werden; am Ventralende des Mittelfeldchens (oben) deutliche Einsenkung der ansonsten undeutlichen Ringdepression und Schleppung der Radialfalten.
× 77; Proben-Nr. 171, ANr. 76/33.

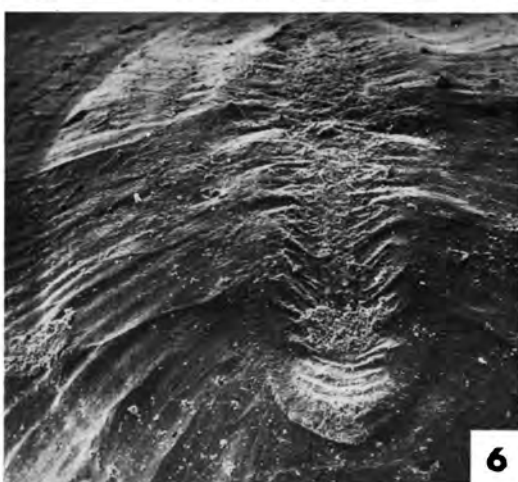
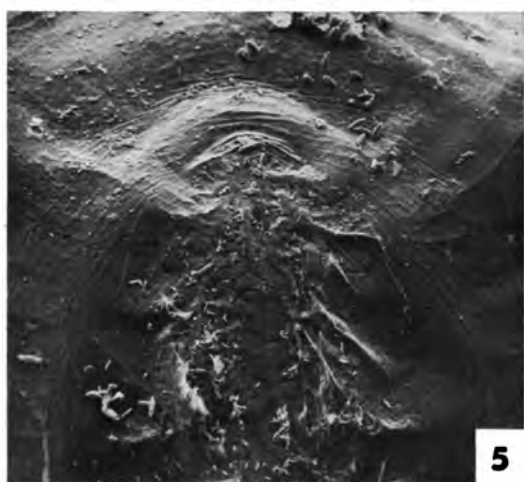
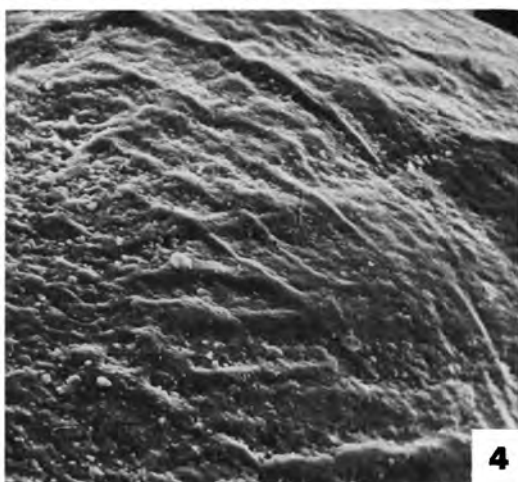
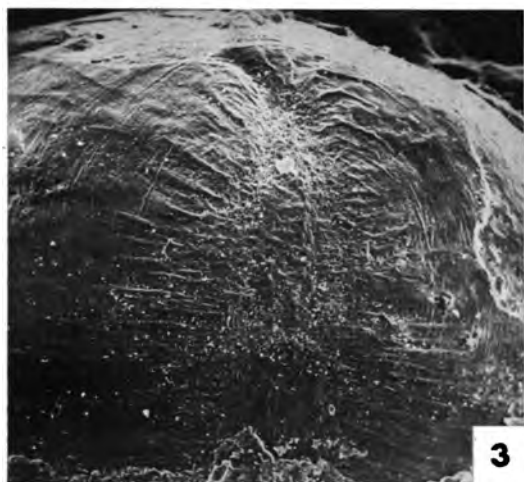
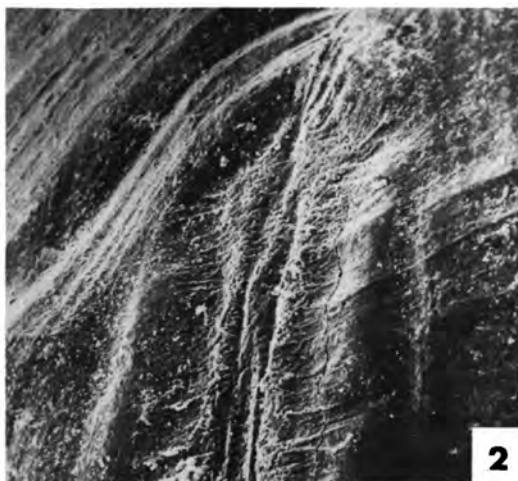
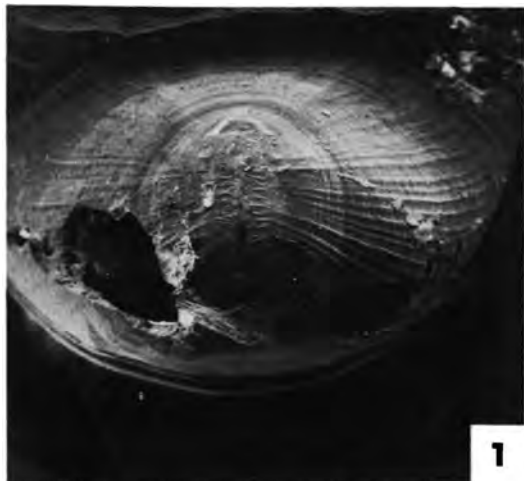
Fig. 4: Detail aus Fig. 3; Überlagerung der Radialfalten durch der Begrenzung des Mittelfeldchens (links im Bild) parallel laufende Runzeln.
× 380; Proben-Nr. 171, ANr. 76/37.

Fig. 5: *Nautilus pompilius* L., rezent;

Ventralende der Cicatrix; wenige unregelmäßige, kräftige Radialfalten; deutliche Vertiefung der ansonsten nur sehr flach ausgebildeten Ringdepression.
× 87; Proben-Nr. E7, ANr. 13/4A.

Fig. 6: *Nautilus scrobiculatus* SOLANDER, rezent;

Ventraler Abschnitt der Cicatrix; Schleppung der Radialfalten und Ausbildung kräftiger Querfalten; deutliche Ringdepression.
× 250; Proben-Nr. St. 48, ANr. 49/6.



Tafel 6

Fig. 1—6: *Nautilus pompilius* L., rezent.

- Fig. 1: Seitenansicht der Cicatrix; feine, sich distal verzweigende Radialfalten. × 140; Proben-Nr. E7, ANr. 13/13A.
- Fig. 2: Sich überlagernde Radialfalten am Rande des Mittelfeldchens der Cicatrix. × 440; Proben-Nr. C17, ANr. 7/11.
- Fig. 3: Scharf begrenztes Mittelfeldchen; kräftige, sich z. T. verzweigende Radialfalten, die im ventralen Abschnitt der Cicatrix (unten) deutlich geschleppt sind. × 82; Proben-Nr. C17, ANr. 5/OA.
- Fig. 4: Detail aus Fig. 3; Ventralabschnitt der Cicatrix; Schleppung der gehäuft auftretenden Radialfalten, deutliche Einsenkung der Ringdepression (Präparat gegenüber Fig. 3 um 180° gedreht, Ventralseite oben). × 172; Proben-Nr. C17, ANr. 7/9.
- Fig. 5: Conchiolinlagen eines entkalkten Septums, mit durch Trocknung hervorgerufenen Schrumpfungerscheinungen. Man beachte die sich verzweigenden und sich überkreuzenden Falten und Runzeln (vgl. Taf. 5, Fig. 4; Taf. 6, Fig. 2). × 1750; ANr. 25/25A.
- Fig. 6: Aufgebrochener Protoconch, Blick auf die geschrumpfte Conchiolinhülle des Caecums. × 360; ANr. 8/11A.

