

Herrn Dr. BERNHARD HAUFF jun. zum 70. Geburtstag gewidmet

Belemnitenfunde mit Weichkörper, Fangarmen und Gladius aus dem Untertoarcium (Posidonienschiefer) und Unteraalenium (Opalinuston) Südwestdeutschlands

Belemnites with soft-body, arms and pen from the Lower Toarcian (Posidonienschiefer) and Lower Aalenian (Opalinuston) of Southwest Germany

Von

Wolfgang Riegraf, Tübingen und Rolf Hauff, Holzmaden

Mit 5 Abbildungen im Text

RIEGRAF, W. & HAUFF, R. (1983): Belemnitenfunde mit Weichkörper, Fangarmen und Gladius aus dem Untertoarcium (Posidonienschiefer) und Unteraalenium (Opalinuston) Südwestdeutschlands. [Belemnites with soft-body, arms and pen from the Lower Toarcian (Posidonienschiefer) and Lower Aalenian (Opalinuston) of Southwest Germany.] — N. Jb. Geol. Paläont., Abh., 165: 466—483; Stuttgart.

Abstract: A specimen of *Passaloteuthis paxillosa* (SCHLOTHEM) shows 8 short, hooked arms and 2 tentacles with a large *Onychites* in connection with the rostrum. It was found in the bituminous shales of the Lower Toarcian, Holzmaden area. Additional specimens from the less bituminous shales of the Lower Aalenian show the aragonitic consistence of the hyperbolar fields in the pen and the relation between phragmocone and rostrum. The preservational conditions are discussed.

Key words: Belemnoida (*Passaloteuthis*), Toarcian, Aalenian, anatomy (soft parts), shell (gladius), aragonite, biometry (phragmocone-rostrum relation), Posidonia Shale, Opalinus Clay; South-West German Hills, Swabian Alb (Schlierbach, Zell, Heiningen, Reutlingen), Baden-Württemberg.

Zusammenfassung: Eine *Passaloteuthis paxillosa* (SCHLOTHEIM) aus dem bituminösen Untertoarcium der Holzmadener Region zeigt — im Verband mit dem Weichkörper und dem Rostrum — 8 kurze, fanghakenbewehrte Arme und 2 Tentakeln mit großem *Onychites*. Ergänzende Funde aus dem Unteraalenium offenbaren den aragonitischen Aufbau der Gladius-Seitenplatten und das Längenverhältnis Phragmokon/Rostrum. Die Erhaltungsbedingungen dieser Funde werden untersucht.

Einleitung

Reste des Belemniten-Gladius kennt man bisher nur in seltenen Funden aus dem Lias (CRICK 1896: Fig. 1—3, fraglich; HÖLDER 1973: Taf. 2, Fig. 7), aus dem Dogger (MANTELL 1848; 1850) und aus dem Malm (QUENSTEDT 1882—85: 602, Abb. 187). QUENSTEDT (1852: 641, 651) beklagte das Fehlen von Belemniten mit Gladius und Weichteilen folgendermaßen: „Sodann ist niemals ein Dintenbeutel mit Alveolen zusammen gefunden worden, und vom Thier-Reste nicht die Spur eines Manteleindrucks.“ „In neuern Zeiten sind von Hrn. Grafen v. MANDELSLOH höchst vollständige Exemplare [von Belemniten, Anm.] im oberen Posidonomyen-Schiefer von Boll ausgegraben worden, die so fein erhalten sind, daß wenn ein parabolisches Endschild vorhanden gewesen wäre, man nicht begreifen könnte, warum es sich nicht auch hier erhalten haben sollte.“ Hier irrte QUENSTEDT. Den Bau des Belemniten-Gladius kann man aus der Conothek-Zeichnung großer Belemnitenphragmokone ableiten (QUENSTEDT 1848: Taf. 23, Fig. 12).

1980 erwarb das Museum HAUFF (Holzmaden) von dem Privatsammler D. WEBER (Göppingen-Rechberghausen) die nachfolgend beschriebenen beiden Exemplare von Weichteilbelemniten aus dem bituminösen Untertoarcium. Die Präparation der Stücke wurde in der Werkstatt von B. HAUFF jun. besorgt. Das besser erhaltene Stück (Abb. 1a, 2a) präparierte W. RIEGRAF sorgfältig und tiefer nach, um weitere Reste des Gladius zu finden, jedoch ohne Erfolg. Unter dem Weichkörper befinden sich keine weiteren Einzelheiten mehr. Ein drittes Exemplar überließ freundlicherweise J. FISCHER (Weilheim/Teck) der Tübinger Sammlung.

Weichteilerhaltung bei Invertebraten des bituminösen Untertoarciums von Südwestdeutschland ist häufiger, als bisher angenommen. Inzwischen sind rund 25 Ammonitengehäuse mit Weichteilen in der Wohnkammer bekannt (RIEGRAF, WERNER & LÖRCHER, im Druck).

Die Funde im mittleren Opalinuston (Unteres Aalenium) stammen aus dem Material zu RIEGRAF (1980—81) und wurden durch systematische Grabungen in den letzten Jahren gewonnen. Dabei erwies sich, daß der untere Dogger Südwestdeutschlands regional eine Erhaltung zeigt, die der des bituminösen Untertoarciums manchmal kaum nachsteht. So wurden vor einiger Zeit in der Ziegeleigrube von Heiningen ein 8 m langer Ichthyosaurier und Skelette von *Saurorhynchus* (frdl. mündl. Mitteilungen G. GEBHARD, Tübingen, und M. URLICHS, Ludwigsburg) gefunden.

Die Originale der Weichteilbelemniten Nr. 1 und 2 werden im Museum HAUFF (Holzmaden) aufbewahrt, die Funde aus dem Opalinuston und das Exemplar Nr. 3 in der Sammlung des Geologisch-Paläontologischen Instituts und Museums, Universität Tübingen (GPIT), unter der Katalog-Nr. 1579/1-10.

Dank

Die Verfasser danken Herrn Dr. B. HAUFF jun. (Holzmaden) für die großzügige Überlassung seiner Stücke zur Bearbeitung; den Herren J. FISCHER (Weilheim/Teck) und A. SEILACHER (Tübingen) für Überlassung von Material; Herrn D. T. DONOVAN (London) für Diskussion; Herrn H. ZELL (Karlsruhe) für Literaturhinweise und Diskussion; Herrn M. BURGHARDT (Freudenstadt) für Mithilfe bei Grabungen; Frau C. SCHMITT (Tübingen) für Überlassung seltener Stücke; der Firma Mohring OHG (Heiningen) für die Erlaubnis, in ihrer Ziegeleigrube zu arbeiten, und schließlich Herrn W. WETZEL (Tübingen) für die Anfertigung der Fotografien.

Drei Weichteilbelemniten aus dem Untertoarcium

(Abb. 1a, 2a—c)

Fundschichten: Untertoarcium, *tenuicostatum*-Zone, obere *semicelatum*-Subzone nach RIEGRAF, WERNER & LÖRCHER (in Vorb.); „Koblenzer“, ϵ_{II_1} der Terminologie nach HAUFF (1921) (Exemplar Nr. 1 und 2); *tenuicostatum*-Zone, oberste *clevelandicum*-Subzone, bituminöse Mergeschieferlage (oberer Teil) in den „Aschgrauen Mergeln“, ϵ_{I_4} (Exemplar Nr. 3).

Fundorte: Stbr. P. KIRSCHMANN, südöstlich von Schlierbach, Lkrs. Esslingen; Blatt Weilheim/Teck Nr. 7323, R 35 39 200/H 53 91 520 (Exemplar Nr. 1 und 2); Stbr. J. FISCHER, zwischen Zell und Ohmden, Lkrs. Esslingen; Blatt Weilheim/Teck Nr. 7323, R 35 41 100/H 53 90 750 (Exemplar Nr. 3).

Sediment: Der „Koblenzer“, ein feinkörniger, kaum laminiertes, dunkelgrauer, pyritreicher, mäßig bituminöser Mergelschiefer bietet keine optimalen Bedingungen zur Überlieferung empfindlicher Weichteile von Invertebraten. Er führt Zwergfaunen benthonischer Foraminiferen, besonders von agglutinierenden Formen (RIEGRAF, in Vorb.). Dies deutet auf einen gewissen Sauerstoffgehalt und mögliche Verwesungsvorgänge.

Erhaltung: Die Weichteilbelemniten sind vermutlich mehr durch die Bedeckung mit Sediment als durch die konservierende Wirkung der reduzierenden bzw. stagnierenden Verhältnisse des Halbfaulschlamms (Gyttja) überliefert worden. Immerhin sind fast alle Weichteile bis auf Tintenbeutel und Muskelmantel verschwunden. Das Phosphat der Mantelmuskulatur wandelt sich jedoch rasch in den Karbonat-Apatit Francolith, $\text{Ca}_3[\text{F}(\text{PO}_3, \text{CO}_3\text{OH})_2]$, um (SEILACHER 1976: 372). Damit ist die Erhaltung von Muskulatur erklärt. Der Tintenbeutel wurde durch die konservierende Wirkung der Tintensubstanz — bekannt z. B. von rezenter *Sepia*-Tinte — überliefert. Der dünne, organisch und aragonitisch zusammengesetzte Gladius (Schulp) scheint dagegen zerstört zu sein.

Die besondere Erhaltung der hier und auch anderweitig beschriebenen Dibranchiaten-Funde geht auf das Zerbeißen durch einen Räuber (Fische, Ichthyosaurier?) zurück (BODE 1933: 39; HÖLDER 1955; KELLER 1977; WIESENAUER 1976: 607; SEILACHER & WIESENAUER 1978: 145; RIEGRAF & REITNER 1979: 301; RIEGRAF 1981: 124, Abb. 254; 1982: 94). Aus dem leckgeschlagenen Phragmokon konnte rasch das darin befindliche Gas aus-

treten. Das tote Tier verlor seinen Auftrieb und sank zu Boden, wodurch es erst schnell genug eingebettet wurde. Nach SCHÄFER (1962: 191—193) zerfallen Dibranchiatenleichen selbst im gemäßigten Klima der Nordsee nach 3—4 Tagen Umherschwimmens, *b e v o r* sie niedersinken. Die Tentakeln hängen dabei schlaff und gedehnt herab. Sie besitzen somit ein besonders schlechtes Fossilisationspotential. Möglicherweise ist deshalb der nachfolgend beschriebene Fund der einzige mit im Verband erhaltenem großem *Onychites* (Tentakelhaken). Isolierte, größere Onychiten sind ansonsten im Schwäbischen Jura nicht selten (QUENSTEDT 1856—57). Die unvollständige Überlieferung der übrigen, kürzeren Fangarme kann darauf zurückgehen, daß wie bei rezenten Dibranchiatenleichen, die einige Zeit an der Meeresoberfläche umhertrieben, alle Arme mehr oder weniger beschädigt waren (z. B. in ABEL 1916: 75, Fig. 34).

Exemplar Nr. 1 (Abb. 1a, 2a): Alle drei Exemplare gehören zu *Passaloteuthis paxillosa* (SCHLOTHEIM 1820), Var. A und C SCHWEGLER (Synonymie in SCHWEGLER 1962: 135—140 und RIEGRAF, WERNER & LÖRCHER, in Vorb.). Bei Exemplar Nr. 1 entfallen von den 28 cm Länge auf das Rostrum (in Seitenlage) 11 cm. Von der Armkrone sind einige cm abgebrochen. Durch den Biß eines Räubers im Phragmokonbereich ist das Tier erheblich verkürzt und in sich etwas verdreht worden. Im ursprünglichen Zustand hätte es mit Tentakeln eine Länge um 50 cm gehabt.

Um das Rostrum liegen Trümmer der Alveole sowie Teile des Tintenbeutels. Weitere Phragmokonreste haben sich unter und in den Weichkörper hineingeschoben. An das Rostrum schließt sich der im Verband erhaltene Weichkörper (in Dorsalansicht) mit stellenweise querverganzelter Muskulatur (Mantelmuskeln) an. Der Kopfteil ist vermutlich durch die Verwesung und Sedimentkompaktion überdehnt. Auf dem Weichkörper liegen links und rechts als einzige Reste des Gladius dessen phosphatisch und körperlich erhaltene Verstärkungsleisten der Seitenplatten. Diese Leisten sitzen bei rezenten Dibranchiaten dorsal dem Gladius auf.

Die aragonitische Schicht der Seitenplatten (Abb. 3a) ist spurlos aufgelöst. Zu erwarten wäre allerdings die Conchiolinumhüllung der Seitenplatten, die z. B. bei *Belemnoteuthis* n. sp. (in SEILACHER & WIESENAUER 1978: 147, Fig. 2c, d) — ebenfalls aus dem „Koblenzer“ — oft erhalten sind. Anscheinend wurde sie wegen ihrer Dünne und Empfindlichkeit schon vor oder kurz nach der Einbettung zerstört.

Am Weichkörper folgen in distaler Richtung die ursprünglich knorpelartigen, phosphatisch erhaltenen beiden Trichterhafte (ROPER et al. 1969: Fig. 1). Über ihnen liegt ein *Onychites amalthei* QUENSTEDT 1856. Er ist mit großer Wahrscheinlichkeit nicht zufällig in den Weichkörper hineingeschwemmt worden, sondern gehört zum Tier. Wie die Untersuchung ergab, liegt er genau in derselben Ebene wie die übrigen Fanghäkchen. Durch seine Lage zwischen den Trichterhaften ist eine nachträgliche Verdriftung wenig

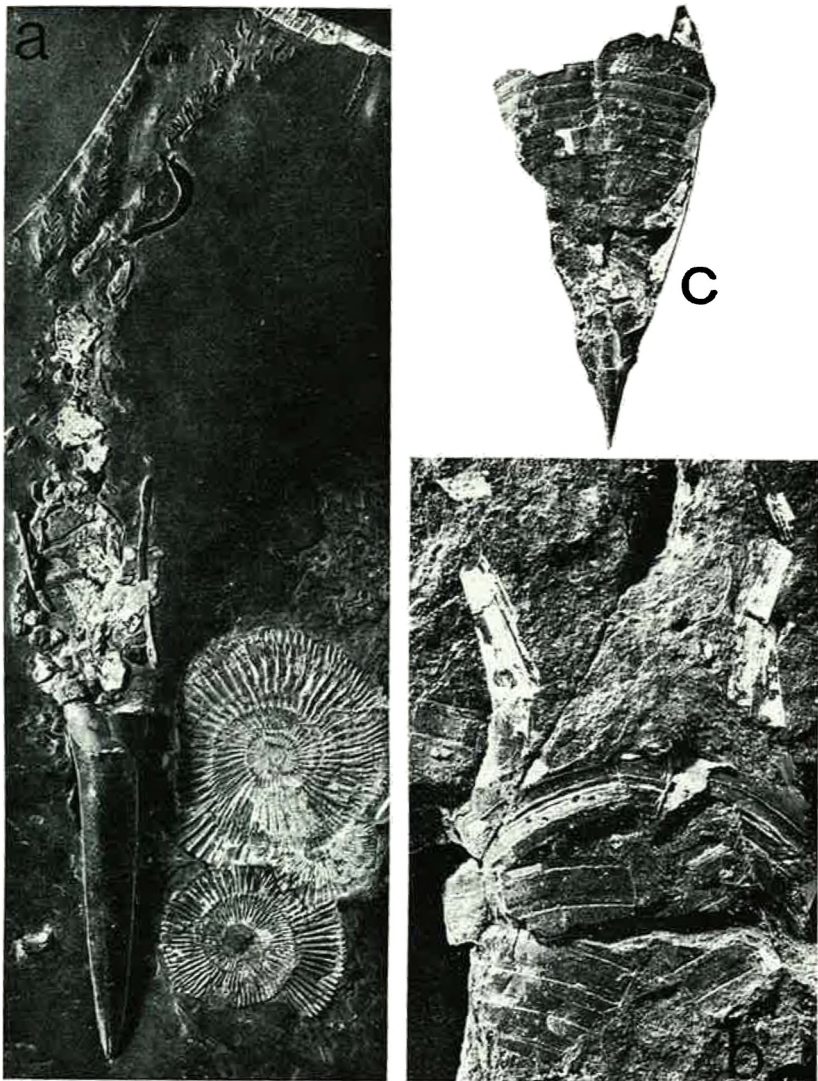


Abb. 1. a = *Passaloteuthis paxillosa* (SCHLOTHEIM), Var. C SCHWEGLER, Exemplar Nr. 1; *tenuicostatum*-Zone, obere *semicelatum*-Subzone „Koblenzer“, ϵ II₁; Stbr. P. KIRSCHMANN südlich Schlierbach. Neben dem Tier zwei *Dactylioceras* (*Orthodactylites*); *semicelatum* (SIMPSON). x 0,5. Museum HAUFF, Holzmaden. — b = *Acrocoelites quenstedti* (OPPEL), *opalinum*-Zone, mittlerer Teil; Ziegeleigrube MOHRING, Heiningen. Zerbissener Phragmokon in Dorsalansicht mit Resten der Seitenplatten und 6 Fanghäkchen. Natürliche Größe. GPIT 1579/1. — c = *Acrocoelites brevisrostris* (D'ORBIGNY), in Seitenlage, mit Resten einer Seitenplatte; *opalinum*-Zone, mittlerer Teil; Ziegeleigrube MOHRING, Heiningen. GPIT 1579/2. Natürliche Größe.

wahrscheinlich. Dieser *Onychites* stellt einen großen Fanghaken dar, der auf der Tentakelkeule saß (vgl. Abb. 5) und dem Beutefang diente. Die Lage des *Onychites* läßt sich mit dem Zurückbiegen der Tentakel (oft von beträchtlicher Länge!) nach dem Tode des Tieres erklären (ROPER et al. 1969: Pl. 11, Fig. C; Pl. 12, Fig. C). Somit wäre der Besitz von Tentakeln für diese Belemnitenart anzunehmen.

Unter den rezenten Dibranchiaten kommen Arten mit großen Fanghaken auf den Tentakeln in verschiedenen Familien vor. Ihre Zahl beträgt je Tentakel 1—26. Als Vergleich zum fossilen Fundmaterial seien rezente Beispiele genannt: *Gonatus fabricii* (LIECHTENSTEIN), Gonatidae (Abb. 5); *Enoplateuthis leptura* (D'ORBIGNY), *Pyroteuthis margaritifera* (RÜPPEL), *Abraliopsis morisi* (VÉRANY), Enoplateuthidae; *Onychoteuthis banksi* (LEACH), *Ancistroteuthis lichtensteini* (D'ORBIGNY), Onychoteuthidae; *Galiteuthis submi* (HOYLE) und *Mesonychoteuthis hamiltoni*, Cranchiidae (vgl. HOYLE 1889; PFEFFER 1908; CHUN 1910; NAEF 1922; 1921—23; ROPER et al. 1969). Große Tentakelhaken sind also in verschiedenen Dibranchiatenfamilien unabhängig jeweils aus Saugnäpfen entwickelt worden. Arten mit Tentakelhaken sollten deshalb nicht aufgrund dieses Merkmals allein in einer Gruppe vereinigt werden. Diese großen Haken sind nicht geschlechtsspezifisch und bei Männchen und Weibchen gleichermaßen ausgebildet.

Von den mit Doppelreihen kleiner Häkchen (biserial) besetzten Armen sind nur vier festzustellen. Zwei sind in charakteristischer Weise zurückgeschlagen. Auch von den zwei Tentakeln, die länger als die übrigen 8 Fangarme gewesen sein dürften, war mindestens eine nach hinten gebogen. Merkwürdigerweise sind die paarweise angeordneten Häkchen nicht weit auseinandergespreizt, wie es bei *Phragmoteuthis*-Funden zu beobachten ist (RIEGRAF & REITNER 1979: Abb. 1a—3a, Abb. 10).

Die zahlreichen Fanghäkchen sind stark gekrümmt, distal und proximal nicht differenziert und besitzen eine „Nebenspitze“ (Abb. 2d), die als wichtiger Unterschied zu den Häkchen von *Phragmoteuthis* MOJSISOVICS, *Belemnoteuthis* PEARCE und *Acanthoteuthis* R. WAGNER aufgefaßt wird (vgl. QUENSTEDT 1845—49: Taf. 36). Diese „Nebenspitze“ kommt anscheinend nur bei echten Belemniten vor und findet sich bei Häkchen aus dem Jura und der Kreide (RIEDEL 1936; 1938; GECKER & GECKER 1955: Taf. 2, Fig. 1; WIND et al. 1977). Im Schlammproben sind diese Häkchen nicht

Fig. 1. a = *Passaloteuthis paxillosa* (SCHLOTHEIM), var. C SCHWEGLER, specimen no. 1; *tenuicostatum*-zone, upper *semicelatum*-subzone, KIRSCHMANN quarry, southern of Schlierbad, Southwest Germany. Beneath the belemnite two *Dactylioceras* (*Orthodactylites*) *semicelatum* (SIMPSON). x 0.5. HAUFF Museum, Holzmaden. — b = *Acrocoelites quenstedti* (OPPEL), *opalinum*-zone, middle part. Brick-pit at Heiningen, Southwest Germany. Bitten and broken phragmocone with remains of the hyperbolar fields and 6 arm-hooks. Natural size. GPIT 1579/1. — c = *Acrocoelites brevisrostris* (D'ORBIGNY), in lateral view, with remains of one hyperbolar field. *Opalinum*-zone, middle part. Brick-pit at Heiningen. GPIT 1579/2. Natural size.

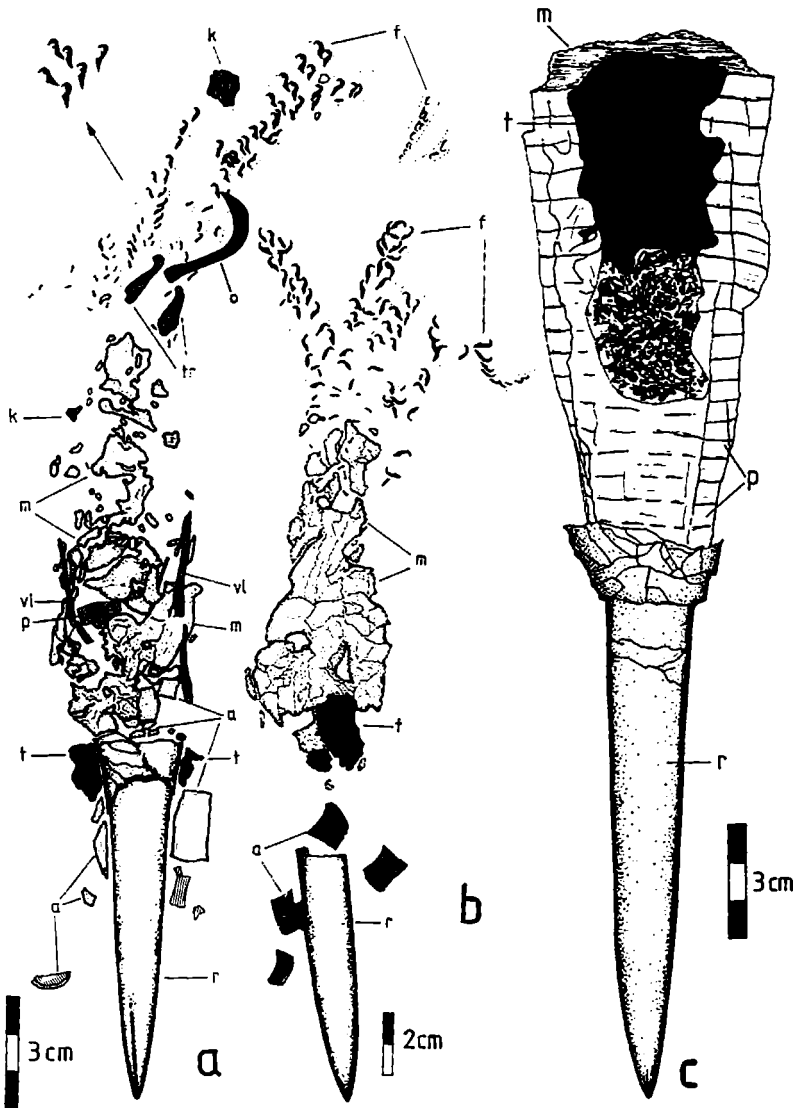


Abb. 2. a = Dasselbe Stück wie in Abb. 1a, verkleinert. f Fanghaken, k Kieferfragmente, o *Onychites amalthei* QUENSTEDT, tr die beiden Trichterhafte, m Muschelmantel, zum Teil mit Querrunzeln, vl Verstärkungsleisten der Seitenplatten, p Trümmer des Phragmokons, a Alveolenbruchstücke, t Tintenbeutel, r Rostrum. Oben links vergrößerte Fanghaken der Armkrone. — b = Ein anderes Individuum aus derselben Schicht, vom selben Fundort. Verkleinert. Museum HAUFF, Holzmaden. — c = Exemplar Nr. 3, *tenuicostatum*-Zone, oberste *clevelandicum*-Subzone, bituminöse Lage in den „Aschgrauen Mergeln“, ϵI_4 , Stbr. J. FISCHER zwischen Ohmden und Zell. Verkleinert. Ventralansicht mit dem von *Chondrites*-Gängen durchzogenen Tintenbeutel im Phragmokon. GPIT 1579/10.

selten und kommen auch in Ichthyosaurier-Mägen vor (BRANCA 1908: 22, Fig. 1). Ebenfalls in Ichthyosauriern finden sich große *Onychites* (HUENF 1931: Taf. 2, Fig. 2; KELLER 1976: Exemplar Nr. 3).

Große Fanghaken (*Onychites*) beschrieben schon O. FRAAS (1855: 87) als Cephalopodenreste und QUENSTEDT (1856—57) als Problematika. ENGEL (1896: 170, 178, 190, 256) ordnete sie abwechselnd „*Nautilus*“ oder „*Sepia*“ zu.

Zwischen den Fangarmen und hinter dem Kopfbereich links neben dem Weichkörper liegen die schwarzen, hornigen Reste des Ober- oder Unterkiefers. Ihre genaue Form läßt sich jedoch nicht mehr rekonstruieren.

Exemplar Nr. 2 (Abb. 2b): Es ist insgesamt dem ersten Exemplar in Proportionen und Erhaltung sehr ähnlich und liegt ventral oder dorsal. Bei einer Gesamtlänge von 29 cm entfallen auf das Rostrum 9,8 cm, das von Trümmern der Alveole umgeben ist. An den Tintenbeutel schließt sich der phosphatisch erhaltene Muskelmantel an. Der Weichkörper ist allgemein kompakter und nicht so stark gedehnt und zerstückelt. Kiefer, Trichterhafte und große Tentakelhaken fehlen. Vier der acht kurzen, fanghakenbesetzten Arme sind vorhanden. Bei den Fanghäkchen fehlt jedoch die sonst für Belemniten charakteristische „Nebenspitze“. Worauf dieser Unterschied zum vorigen Exemplar beruht, ist nicht bekannt.

Exemplar Nr. 3 (Abb. 2c): Das umgebende Sediment ist ähnlich dem „Koblenzer“, jedoch etwas deutlicher laminiert und führt viel seltener Foraminiferen. Die bituminöse Schicht ist im oberen Teil von zahlreichen hellen Grabgängen mit Mergelfüllung — *Chondrites furcatus* (BRONGNIART) durchzogen. Das 15,3 cm lange Rostrum zeigt an seiner Spitze eigentümliche, wahrscheinlich primäre Oberflächenmuster (RIEGRAF 1981: Taf. 9, Fig. 95). Auf den 11 cm langen Phragmokon folgt distal hellbraune, phosphatische Substanz des Muskelmantels. Danach ist das Stück abgebrochen. Vom Muskelmantel aus läuft der 9 cm lange und etwa 3 cm breite Tintenbeutel tief in den Phragmokon hinein. Er wurde infolge diagenetischer Auflösung der Phragmokonsepten während der Kompaktion in den Phragmokon hineingedrückt. Der Tintenbeutel ist sehr stark von den

Fig. 2. a = Specimen of Fig. 1a, reduced. f arm-hooks, k jaw fragments, o *Onychites amalthei* QUENSTEDT, tr both funnel locking cartilages, m mantle, partly with transverse wrinkled tissue, vl enforcing phosphatic hyperbolar field ridges, p fragments of the phragmokon, a fragments of the alveolus, t remains of the ink sac, r rostrum. Enlarged arm hooks of the arm-crown in the upper left. b = Another specimen from the same level and the same quarry. Reduced. HAUFF Museum, Holzmaden. — c = Specimen no. 3, *tenuicostatum*-zone, uppermost *clevelandicum*-subzone, bituminous layer in the „Aschgraue Mergel“. J. FISCHER quarry between Ohmden and Zell, Southwest Germany. Reduced. Ventral aspect. In the phragmokon the ink sac is to be seen with *Chondrites*-burrows. GPIT 1579/10.

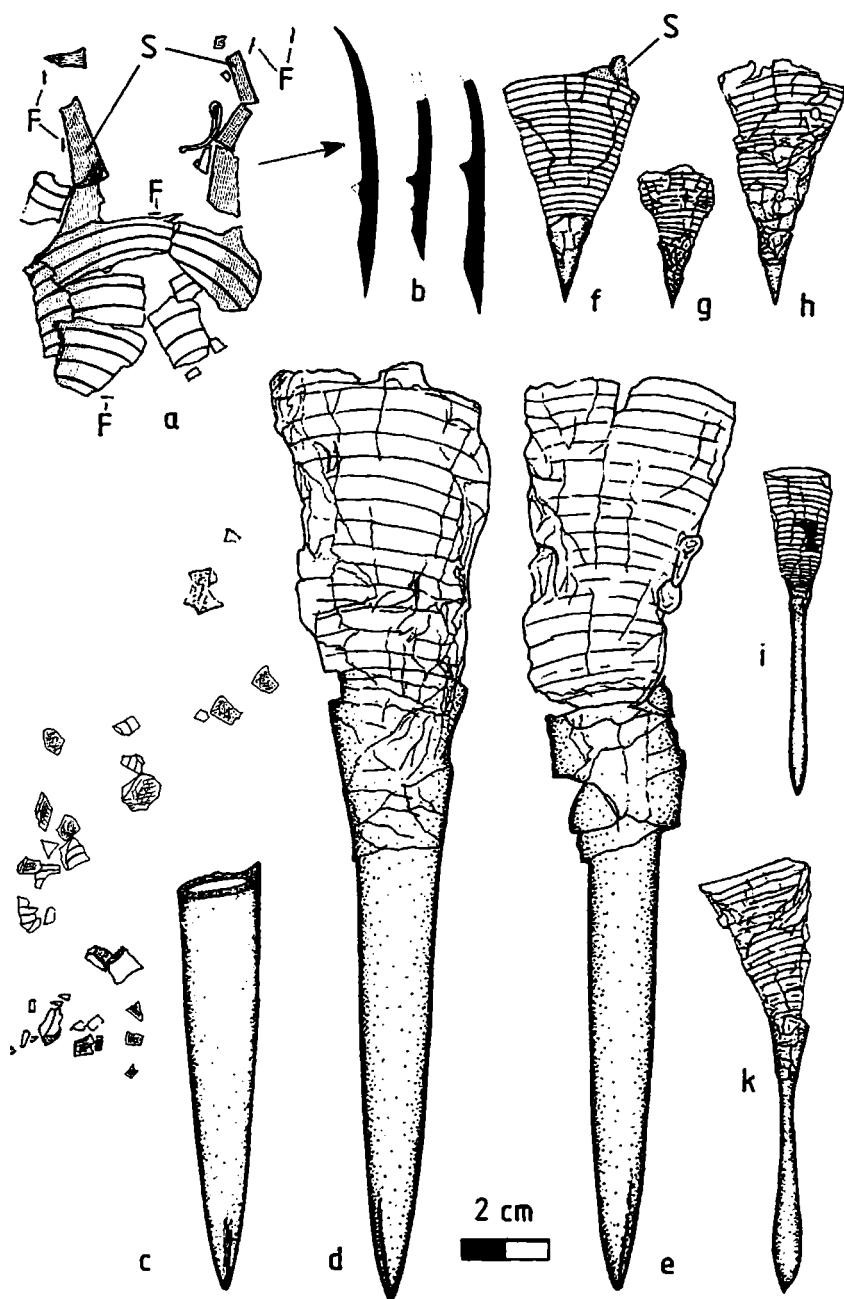


Abb. 3 (Legende s. S. 475)

oben erwähnten Grabgängen durchsetzt, weit weniger jedoch die Concholinhaut des Phragmokons und der Muskelmantel. Dieser Fund zeigt als einziger keine Anzeichen von Zerbeißen oder Beschädigung vor der Einbettung.

Funde aus dem Unteraalenium (Opalinuston)

(Abb. 1b, c, 3)

Fundorte: Ziegeleigrube der Firma Mohring OHG in Heiningen; Blatt Weilheim/Teck Nr. 7223, R 35 47 630/H 53 91 200; ferner der Oberlauf des Breitenbaches südlich von Reutlingen; Blatt Reutlingen Nr. 7521, R 35 13 090/H 53 70 640).

Fundsichten: Mittlere *opalinum*-Zone (Heiningen) und *torulosum*-Schichten, untere *opalinum*-Zone (Reutlingen) des unteren Aaleniums.

Sediment: Der mittlere Opalinuston von Heiningen ist ein feinkörniger, glimmer- und pyritreicher Tonstein mit 0,7—1,7% Bitumen (KOBLE 1972: 65) und leichter Laminierung (wie der „Koblenzer“). Ammoniten (*Leioceras*, *Lytoceras*), Bivalven (*Nucula*) und Belemnitenphragmokone liegen in reinweißer Aragoniterhaltung vor (KOBLE 1972:

Abb. 3. a = Dasselbe Stück wie in Abb. 1b. S aragonitische Seitenplatten, F Fanghäkchen. — b = drei vergrößerte Fanghäkchen aus dem Stück der Abb. 3a. Länge: 1,5 mm. — c = *Acrocoelites quenstedti* (OPPEL), zerbissen, mit verstreuten Trümmern der Alveole. — Mittlere *opalinum*-Zone, Heiningen. GPIT 1579/9. — d—e = *Acrocoelites quenstedti* (OPPEL), untere *opalinum*-Zone, *torulosum*-Schichten, Breitenbach bei Reutlingen. GPIT 1579/7—8. Beide Stücke zeigen den vollständigen Phragmokon. — f—h = *Acrocoelites brevirostris* (D'ORBIGNY), mittlere *opalinum*-Zone, Heiningen. f = S aragonitische Seitenplatte. Phragmokon vollständig. GPIT 1579/2. — g = Kleinwüchsiges Individuum. GPIT 1579/4. — h = GPIT 1579/3. — i = *Rhabdobelus neumarktensis* (OPPEL), untere *opalinum*-Zone, *torulosum*-Schichten, Breitenbach bei Reutlingen. GPIT 1579/6. Der Phragmokon ist pyritisiert und nahezu unzerdrückt. — k = *Rhabdobelus neumarktensis* (OPPEL), mittlere *opalinum*-Zone, Heiningen. GPIT 1579/5. Der Phragmokon ist vollständig. — 3a—k = verkleinert.

Fig. 3. a = The same specimen as in Fig. 1b. S aragonitic hyperbolar fields, F arm-hooks. — b = The same specimen, three enlarged arm hooks. Length: 1.5 mm. — c = *Acrocoelites quenstedti* (OPPEL), bitten and broken, with numerous alveolus fragments. Middle *opalinum*-zone, Heiningen. GPIT 1579/9. — d—e = *Acrocoelites quenstedti* (OPPEL), lower *opalinum*-zone, *torulosum*-beds. Breitenbach near Reutlingen, Southwest Germany. GPIT 1579/7—8. Both specimen show the complete phragmocone. — f—h = *Acrocoelites brevirostris* (D'ORBIGNY), middle *opalinum*-zone, Heiningen. — f = S aragonitic hyperbolar fields. The phragmocone is complete preserved. GPIT 1579/2. — g = Young individual. GPIT 1579/4. — h = GPIT 1579/3. — i = *Rhabdobelus neumarktensis* (OPPEL), lower *opalinum*-zone, *torulosum*-beds, Breitenbach near Reutlingen. GPIT 1579/6. The phragmocone is pyritized and nearly uncompressed. — k = The same species, middle *opalinum*-zone, Heiningen. GPIT 1579/5. The phragmocone is complete. 3a—k = reduced.

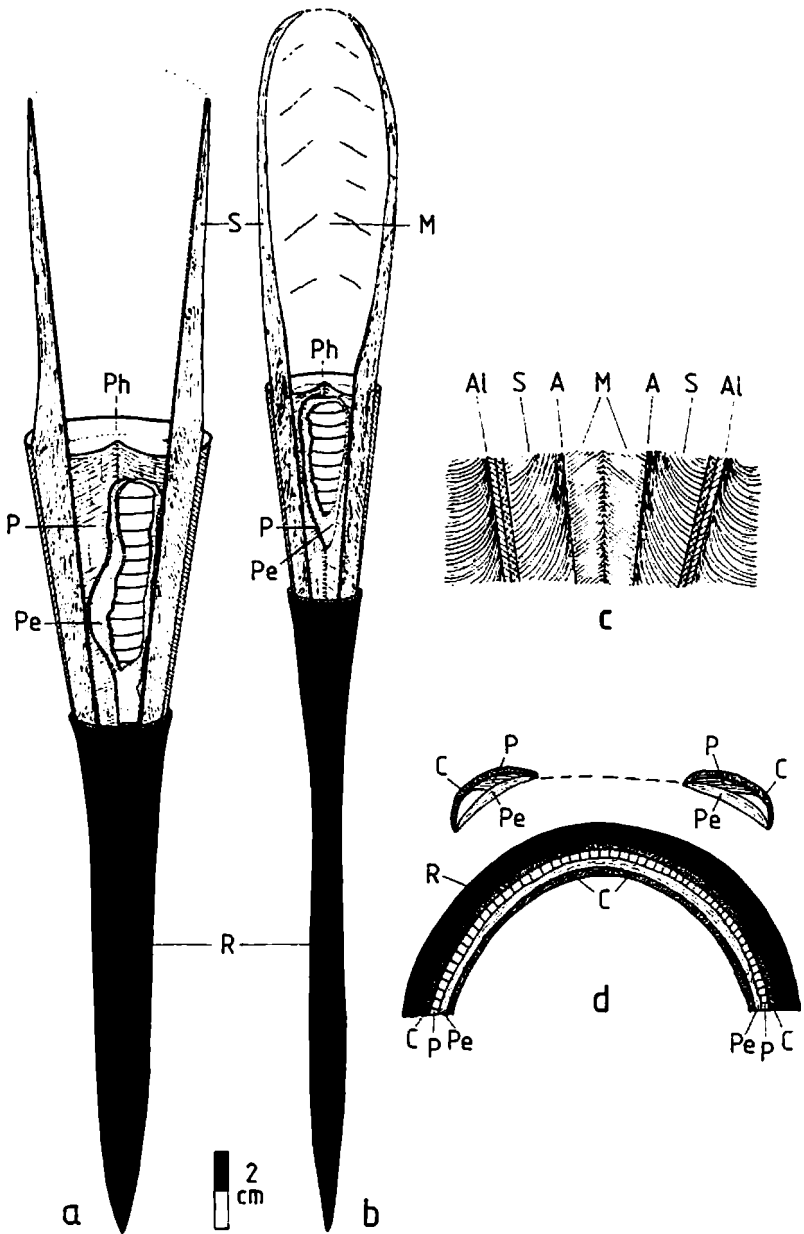


Abb. 4 (Legende s. S. 477)

44), während Gastropodenschalen (*Anchura*, *Coelodiscus*) und andere Bivalven (*Inoceramus*) calcitisch erhaltene Schalen zeigen. Der Karbonatgehalt ist deutlich geringer als beim „Koblenzer“ des Untertoarciums. Fischreste sind in Heiningen ziemlich häufig. Entsprechend dem Milieu kommt hier nur eine kleinwüchsige, artenarme Foraminiferenfauna mit hohem Anteil agglutinierender Arten vor (Extremfauna).

Die *torulosum*-Schichten des Breitenbaches hingegen zeigen keine Aragoniterhaltung, obwohl sie sich petrographisch von den Heiningen Schichten kaum unterscheiden.

Phragmokon und Rostrum: Die besterhaltenen Stücke beider Fundorte ergaben (Abb. 3d—k):

Abb. 4. a = *Acrocoelites quenstedti* (OPPEL), Rekonstruktion des Innenskeletts nach den Funden der Abb. 1b, 3a und 3d—e. Dorsalseite. Der Phragmokon ist teilweise aufgebrochen, um die Septen zu zeigen. — b = *Hibolites hastatus* MONTFORT. Rekonstruktion des Innenskeletts nach dem Original zu QUENSTEDT 1882—85: 602, Abb. 187 (GPIT). Dieser bisher vollständigste Belemnitenfund zeigt den Phragmokon mit Gladius und Rostrum. Die Conothek ist nach anderen Funden dieser Art aus dem gesamten Malm gezeichnet. Dorsalseite. Der Phragmokon ist teilweise aufgebrochen, um die Septen zu zeigen. — c = In der Ebene entrollte Conothekzeichnung von *Megateuthis* (Ausschnitt). Nach dem Original zu QUENSTEDT 1845—49: Taf. 23, Fig. 12 (GPIT). — d = Querschnitt durch eine Belemnitenalveole mit dem inneren Aufbau. Darüber Querschnitt der Seitenplatten. Gezeichnet nach dem Fund der Abb. 1b und 3a. a—d = Stark schematisiert. Ph Phragmokon mit Septen, R Rostrum (calcitisch), S Seitenplatte (aragonitisch, organisch), A mediane Asymptote, Al laterale Asymptote, M Median- oder Mittelfeld (aragonitisch?, organisch), Pe Perlmutter-schicht (aragonitisch), C Concholin-schicht (organisch), P Prismenschicht (aragonitisch). a—b = Verkleinert.

Fig. 4. a = *Acrocoelites quenstedti* (OPPEL). Internal skeleton, reconstructed after the finds of Figs. 1b, 3a, and 3d—e. Dorsal view. The phragmocone is partly uncovered to show the septa. — b = *Hibolites hastatus* MONTFORT. Internal skeleton, reconstructed after the type of QUENSTEDT 1882—85; 602, Fig. 187 (GPIT). This most complete belemnite specimen so far known has a phragmocone with pen and rostrum. The conotheca is drawn after other finds of this species from the whole Upper Jurassic. The phragmocone is partly uncovered to show the septa. — c = Conotheca drawing of *Megateuthis* (section), unrolled in a plane. After the type of QUENSTEDT 1845—49: Pl. 23, Fig. 12 (GPIT). — d = Transverse section through a belemnite alveolus showing the internal structure. Above a transverse section of the hyperbolar fields. Drawn after the find of Figs. 1b and 3a. — a—d = Highly schematized. Ph phragmocone with septa, R rostrum (calcitic), S hyperbolar field (aragonitic, organic matter), A median asymptote, Al lateral asymptote, M median field (aragonitic?, organic matter) Pe mother-of-pearl layer (aragonitic), C concholinic layer (organic matter), P prismatic layer (aragonitic). a—b = reduced.

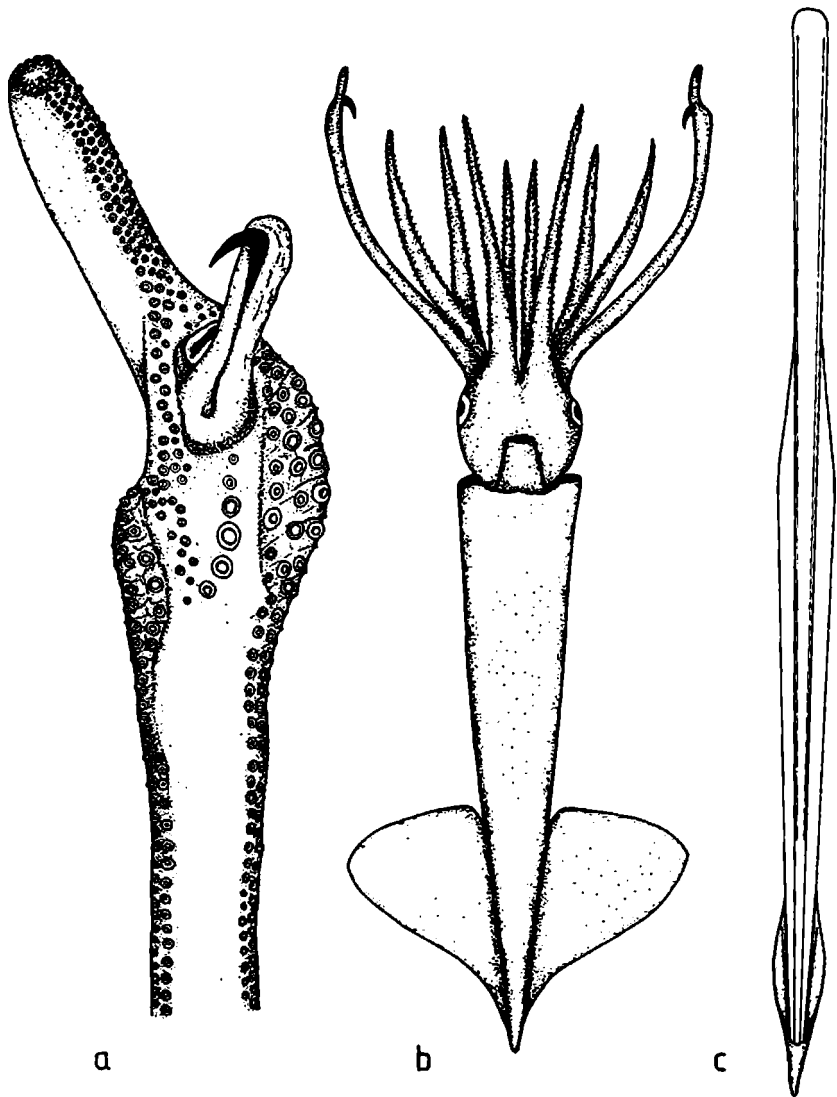


Abb. 5. *Gonatus fabricii* (LIECHTENSTEIN), rezent, Nordatlantik. An den Tentakeln sitzt je ein großer Tentakelhaken. Die äußere Gestalt von *G. fabricii* entspricht etwa der Rekonstruktion eines Belemnitentieres von *Passaloteuthis paxillosa* (SCHLOTHEIM) oder *Acrocoelites quenstedti* (OPPEL). — a = Vergrößerte Tentakelkeule mit dem großen Fanghaken. — b = Adultes Tier. — c = Gladius (Schulp) mit Conus. — Nach PFEFFER (1908: 72, Fig. 84) und ROPER et al. (1969: Pl. 2, Fig. a—b).

Art u. Sammlungsnummer

Verhältnis Phragmokonlänge
zu Rostrumlänge Gesamtlänge von Phrag-
mokon und Rostrum*Acrocoelites brevirostris*

(D'ORBIGNY),

GPIT 1579/2

1,2:1

5,2 cm

GPIT 1579/3

1:1

5,3 cm

GPIT 1579/4

1:1

3,1 cm

Acrocoelites quenstedti

(OPPEL),

GPIT 1579/7

1:2

21 cm

GPIT 1579/8

1:2

20,5 cm

Rhabdobelus neumarktensis

(OPPEL),

GPIT 1579/5

1:1,4

9,7 cm

GPIT 1579/6

1:2

7,8 cm

Gladiusreste: *Acrocoelites quenstedti* (OPPEL) und *A. brevirostris* (D'ORBIGNY) zeigen in je einem Exemplar (GPIT 1579/1) und 1579/2) die Seitenplatten des Gladius in Aragoniterhaltung (Abb. 3a, f). Die Seitenplatten entsprechen in ihrem Aufbau einer Ammonitenschale, da sie zwei aragonitische und eine Conchiolinlage besitzen. Auf der Dorsalseite der Seitenplatten beobachtet man eine feine Längsstreifung, die durch die Anwachslinien hervorgerufen wird. Insgesamt kann aus dem komplexen Aufbau der Seitenplatten ihr Wachstumsprinzip nur sehr schwer rekonstruiert werden. Die Conchiolinschicht ist im Abdruck der Seitenplatten in Relikten erhalten, ebenso in einzelnen Phragmokonkammern. Die Seitenplatten hinterlassen auf der ganzen Länge des Phragmokons dorsal zwei längsgestreifte schmale Felder. Die Seitenplatten sind jedoch nicht direkt mit der Conothek verbunden, sondern sitzen nur lose darauf, von der Conchiolinschicht zusammengehalten. Damit kann der Gladius nach dem Tod des Belemnitentieres bei fortschreitender Verwesung rasch aus dem Phragmokon fallen. Aus der Anwachsstreifung läßt sich die ungefähre Gladiuslänge dieses einen Stückes (GPIT 1579/1) mit etwa 8—10 cm konstruieren.

Die mit diesem Rest genau übereinstimmenden Funde bei MANTELL (1848: Pl. 14, Fig. II; 1850: Pl. 28, Pl. 30), die zu *Cylindroteuthis puzosiana* (D'ORBIGNY) aus dem englischen Callovium gehören, zeigen ebenfalls kein Medianfeld im Gladius, sondern nur die aragonitisch erhaltenen Seitenplatten und den Muskelmantel (MANTELL 1848: 181).

Fig. 5. *Gonatus fabricii* (LIECHTENSTEIN), recent, northern Atlantic. Each tentacle has a large tentacle hook. The external shape of *G. fabricii* shows close relationships to that of *Passaloteuthis paxillosa* (SCHLOTHEIM) or *Acrocoelites quenstedti* (OPPEL). — a = Tentacular club in detail with the large hook. — b = Adult animal. — c = Pen with conus. — After PFEFFER (1908: 7, Fig. 84) and ROPER et al. (1969: Pl. 2, Fig. a—b).

Fanghäkchen: *Acrocoelites quenstedti* (OPPEL) weist ferner rings um den Phragmokon 6 glänzenschwarze Fanghäkchen auf (Abb. 3b), die jedoch viel dünner, schlanker und weniger gekrümmt sind als bei *Passaloteuthis paxillosa* (SCHLOTHEIM) des Untertoarciums. Sie erinnern sehr an die bei WIND et al. (1977: Pl. 5, Figs. 7—8) dargestellten Häkchen. Ein über dem Phragmokon liegendes, *Onychites*-ähnliches Gebilde wird wegen seiner hellbraunen Farbe nicht als großer *Onychites*, sondern als Fischrest angesehen.

Ergebnisse

Die bisherigen Funde aus verschiedenen Schichten des süddeutschen Jura ergeben kombiniert eine ungefähre Vorstellung davon, wie ein Belemniten-tier aussah: mit Rostrum, Phragmokon, Tintenbeutel, aragonitisch verstärkten Seitenfeldern am Gladius, 10 Fangarmen mit Häkchen. Zwei Arme waren wahrscheinlich als Tentakeln mit großen *Onychites* ausgebildet.

Die einzelnen Belemnitenarten besaßen z. T. sehr unterschiedliche Fanghäkchen, meist durch eine charakteristische Nebenspitze gekennzeichnet. Weitere Einzelheiten, z. B. der Besitz von großen *Onychites*, die Form des Kiefers, die Beschaffenheit des Gladius-Medianfeldes, die Radula usw. können nur durch zukünftige, besser erhaltene Funde geklärt werden.

Alle Fundstücke in besonders guter Erhaltung wurden — mit einigen Ausnahmen — nur infolge des Zerbeißen des Belemnitentieres durch einen Räuber (Ichthyosaurier, Fisch?) rasch genug überliefert. Deshalb fehlt es bis heute an vollständigen Stücken mit allen Hart- und Weichteilen.

Conclusions

More or less complete specimens from different levels of the Jurassic of Southern Germany allow an approximate reconstruction of the belemnite animal with its rostrum, phragmocone, ink sac, aragonitic hyperbolar fields and 10 hooked arms. Two of them had probably been modified as tentacles with large *Onychites*. Different belemnite species had different hooks, commonly characterized by a spur. More details, for example the possession of large *Onychites*, the shape of the jaws, the consistence of the median field in the pen, the radula etc., remains questionable and may hopefully be clarified by the future discovery of better preserved specimens.

All extraordinarily preserved specimens, with a few exceptions, are damaged and sunk by the bites of carnivorous animals like ichthyosaurs or fishes. Therefore complete belemnite animals with all skeleton-elements and soft parts can hardly be expected.

Literatur

- ABEL, O. (1916): Paläobiologie der Cephalopoden aus der Gruppe der Dibranchiaten. — G. Fischer, Jena.
- BODE, A. (1933): *Chondroteuthis wunnenbergi* n. gen. n. sp., eine neue Belemnitenform, in günstiger Erhaltung. — Jber. niedersächs. geol. Ver., 25: 33—66; Hannover.
- BRANCA, W. (1908): Sind alle im Innern von Ichthyosauren liegenden Jungen ausnahmslos Embryonen? — Abh. k. preuß. Akad. Wiss., 1907: 1—34; Berlin.
- CHUN, C. (1910): Wissenschaftliche Ergebnisse der deutschen Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer „Valdivia“ 1898—1899. 18. Bd. Die Cephalopoden. 1. Teil. Oegopsida. — G. Fischer, Jena.
- CRICK, G. C. (1896): On the proostracum of a belemnite from the Upper Lias of Alderton, Gloucestershire. — Proc. malacol. Soc. London, 2: 117—119; London.
- ENGEL, TH. (1896): Geognostischer Wegweiser durch Württemberg. — 2. Aufl. Schweizerbart, Stuttgart.
- FRAAS, O. (1855): Beiträge zum obersten weißen Jura in Schwaben. — Jh. Ver. vaterl. Natkd. Württemb., 11: 77—106; Stuttgart.
- GECKER, E. L. & GECKER, R. F. (1955): Überreste von Teuthoidea aus dem Oberjura und der Unterkreide des mittleren Wolgagebiets. — Vopr. paleont., 2: 36—44; Leningrad (in Russisch).
- HAUFF, B. sen. (1921): Untersuchung der Fossilfundstätten von Holzmaden im Posidonienschiefer des Oberen Lias Württembergs. — Palaeontographica, 64: 1—42; Stuttgart.
- HÖLDER, H. (1955): Belemniten und Ammoniten als Beutetiere. — Aus der Heimat, 63: 88—92; Öhringen.
- (1973): Ein belemnitisches Proostracum aus dem Unteren Lias. In: HÖLDER, H.: Miscellanea cephalopodica: 63—67. — Münster. Forsch. Geol. Paläont., 29: 39—76; Münster/Westfalen.
- HOYLE, W. E. (1889): Observations on the anatomy of a rare cephalopod (*Gonatus fabricii*). — Proc. zool. Soc. London, 1889: 117—135; London.
- HUENE, F. v. (1931): Neue Studien über Ichthyosaurier aus Holzmaden. — Abh. senckenb. natf. Ges., 42: 345—382; Frankfurt/Main.
- KELLER, TH. (1976): Magen- und Darminhalte von Ichthyosauriern des süddeutschen Posidonienschiefers. — N. Jb. Geol. Paläont., Mh., 1976: 266—283; Stuttgart.
- (1977): Fraßreste im süddeutschen Posidonienschiefer. — Jh. Ges. Natkd. Württemb., 132: 117—134; Stuttgart.
- KOBLER, H.-U. (1972): Geochemische, sedimentologische und ökologische Untersuchungen im Braunen Jura alpha (Opalinuston) der Schwäbischen Alb. — Arb. geol.-paläont. Inst. Univ. Stuttgart, (n. F.), 66: 1—134; Stuttgart.
- KULICKI, C. & SZANIAWSKI, H. (1972): Cephalopod arm hooks from the Jurassic of Poland. — Acta palaeont. pol., 17: 379—419; Warschau.
- MANTELL, G. A. (1848): Observations on some belemnites and other fossil remains of cephalopoda, discovered by Mr. REGINALD NEVILLE MANTELL, C. E. in the Oxford Clay near Trowbridge, in Wiltshire. — Phil. Trans. r. Soc. London, 138: 171—181; London.
- (1850): Supplementary observations on the structure of the belemnite and *Belemniteuthis*. — Phil. Trans. r. Soc. London, 140: 393—398; London.
- NAEF, A. (1921—23): Fauna e flora del Golfo di Napoli. 35. Mon. Die Cephalopoden. 1. Teil, Bd. 1. — Bardi, Rom; Friedländer, Berlin.
- (1922): Die fossilen Tintenfische. — G. FISCHER, Jena.

- PFEFFER, G. (1908): Cephalopoden. In: BRANDT, K. & APSTEIN, C. (ed.): Nordisches Plankton. IV. — Lipsius & Tischer, Kiel, Leipzig.
- QUENSTEDT, F. A. (1845—49): Petrefactenkunde Deutschlands. 1. Abt., Bd. 1. Die Cephalopoden. — Fues, Tübingen.
- (1882): Zu den Belemniten. — N. Jb. Mineral. Geogn. Geol. Petrefaktenkd., 1852: 641—651; Stuttgart.
- (1856—57): Der Jura. — Laupp, Tübingen.
- (1882—85): Handbuch der Petrefactenkunde. — 3. Aufl. Laupp, Tübingen.
- RIEDEL, L. (1936): Ein Onychit aus dem nordwestdeutschen Ober-Hauterive. — Paläont. Z., 18: 307—310; Stuttgart.
- (1938): Drei weitere Onychiten aus der nordwestdeutschen Unterkreide. — Paläont. Z., 20: 258—262; Stuttgart.
- RIEGRAF, W. (1980—81): Revision der Belemniten des Schwäbischen Jura. Teil 7—8. — Palaeontographica (A), 169: 128—206; 173: 64—139; Stuttgart.
- (1982): New Coleoidea from the Lower Jurassic of Southwest Germany. — N. Jb. Geol. Paläont., Mh., 1982: 91—97; Stuttgart.
- (in Vorbereitung): Mikrofauna und Fazies des südwestdeutschen Untertoarciums. — Diss. Univ. Tübingen.
- RIEGRAF, W. & REITNER, J. (1979): Die „Weichteilbelemniten“ des Posidonienschiefers (Untertoarcium) von Holzmaden (Baden-Württemberg) sind Fälschungen. — N. Jb. Geol. Paläont., Mh., 1979: 291—304; Stuttgart.
- RIEGRAF, W., WERNER, G. & LÖRCHER, F. (in Vorbereitung): Fauna und Biostratigraphie des südwestdeutschen Untertoarciums. — Stuttgarter Beitr. Natkd., (B); Stuttgart.
- ROPER, C. F. E., YOUNG, R. E. & VOSS, G. L. (1969): An illustrated key to the families of the order Teuthoidea (Cephalopoda). — Smithson. Contr. Zool., 13: 1—32; Washington.
- SCHÄFER, W. (1962): Aktuo-Paläontologie nach Studien in der Nordsee — Kramer, Frankfurt/Main.
- SCHWEGLER, E. (1962): Revision der Belemniten des Schwäbischen Jura. Teil 3. — Palaeontographica, (A), 120: 121—164; Stuttgart.
- SEILACHER, A. (1976): Phosphat-Diagenese im marinen Milieu. — Zbl. Geol. Paläont., 1976/II: 371—379; Stuttgart.
- SEILACHER, A. & WIESENAUER, E. (1978): Preservational and adaptional history of belemnites. — N. Jb. Geol. Paläont., Abh., 157: 145—149; Stuttgart.
- WIESENAUER, E. (1976): Vollständige Belemnitentiere aus dem Holzmadener Posidonienschiefer. — N. Jb. Geol. Paläont., Mh., 1976: 603—608; Stuttgart.
- WIND, F. H., DINKELMANN, M. G. & WISE, S. W. jr. (1977): Jurassic scolecodont-like microfossils from the Falkland Plateau (Deep Sea Drilling Project, Site 330). — Init. Rep. Deep Sea Drill. Proj., 36: 829—843; Washington.

Bei der Tübinger Schriftleitung eingegangen am 15. April 1982.

Nachtrag

Während der Drucklegung dieser Arbeit fand W. RIEGRAF an der Basis der untersten „Pylonotenbank“ (Hettangium, *planorbis*-Zone und -Subzone) von Bebenhausen bei Tübingen zahlreiche, gut erhaltene und unverdrückte *Onychites* in Säure-Rückständen der sandigen Kalkbank. Die systematische Zugehörigkeit dieser *Onychites* ist noch ungeklärt. Ein Typ ohne „Nebenspitze“ gehört zum *Phragmot euthis*-Typ. Beim zweiten,

Belemniten-ähnlichen Typ sitzt eine „Nebenspitze“ s e n k r e c h t auf einer Seitenfläche des *Onychites* nahe der Basis. Die Nebenspitze wird im Posidonienschiefer des Untertoarciums bei der Kompaktion umgebogen oder — wenn sie nicht verbogen wurde — bei der mechanischen Präparation abgeschabt und dürfte deshalb bei den meisten Funden nicht zu sehen sein. Dies könnte erklären, warum die Nebenspitze bei den meisten, bisher bekannten Weichteil-Belemniten nicht gefunden wurde. Die *Onychites*-Funde aus dem Hettangium sollen in einer späteren Arbeit beschrieben und abgebildet werden.

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

Dipl.-Geol. WOLFGANG RIEGRAF, Universität Tübingen, Institut und Museum für Geologie und Paläontologie, Sigwartstr. 10, D-7400 Tübingen 1.
Dipl.-Geol. ROLF HAUFF, Museum Hauff, Aichelberger Str. 90, D-7311 Holzmaden.