Grondboor en Hamer, no. 2, p. 34-47, 12 fig., april 1985

VAATINDRUKKEN OP DONDERKEILEN

door
EGGE KNOL*

INLEIDEND OVERZICHT

Belemnieten, de rostra van fossiele inktvissoorten zijn opvallende en veel voorkomende fossielen in mariene afzettingen uit Jura en Krijt. Ondanks dat is er weinig bekend over die inktvissen.

Dit onderzoek werd voorgesteld en begeleid door Prof. dr. G.J. Boekschoten, die ik daarvoor hartelijk dank. Ook dank aan drs. Peter Geerlink (Zoölogisch Laboratorium Rijksuniversiteit Groningen) voor de hulp bij het anatomisch werk, Menno Bijl, fotograaf op het Geologisch Instituut (RUG), alsmede aan dr. Ph. Hoedemaeker, Rijksmuseum van Geologie en Mineralogie (RGM), Mr. D. Phillips, British Museum (Natural History) (BMNH), drs. A.W.F. Meijer, Natuurhistorisch Museum Maastricht, en de heer Vroom, Rijksmuseum van Natuurlijke Historie (RMNH).

Ontwikkeling van de kennis van het belemnietendier

In 1724 herkende EHRHARDT de belemnieten als cephalopoden, en in 1836 werden ze door VOLTZ ingedeeld bij de orde van Decapoden (MULLER-STOLL, 1936). OWEN (1844) onderscheidde een driedeling in het fossiel: de schelp bestond uit een rostrum, alsmede de uit een gekamerd deel, phragmocoon genaamd, en een 'corneonacreous case' hetwelk HUXLEY (1864) proöstracum noemde. Deze indeling wordt nog steeds gehanteerd. Er is sedertdien veel over de systematiek van belemnieten gepubliceerd. Daarbij werd gespeculeerd over het dier waarin dit fossiel gezeten heeft. Van grote invloed op deze speculaties over het belemnietendier waren door HUXLEY (1864) gepubliceerde fossielen. Hij gaf afbeeldingen van vrijwel complete dieren onder de namen *Belemnites bruguierianus* D'ORBIGNY (fig. 2), *Belemnites elongatus* SOWERBY, *Belemnoteuthis antiquus* MÜLLER en *Xiphoteuthis elongatus* DE LA BECHE. NAEF (1922) geeft in zijn monografie 'Die fossilen Tintenfische' een overzicht van de dan bekende reconstructies van het belemnietdier (fig. 1). Zijn eigen reconstructies, ontstaan mede op grond van HUXLEY's fossielen, hebben grote zeggenskracht gehad, vanwege NAEF's grote kennis van recente cephalopoden. Hij bedacht zelfs een reconstructie met anatomische details van de *'protodecapus'*, een niet bestaande belemnoide inktvis, waaruit de belemnieten dieren zouden zijn ontstaan (fig. 3).

In 1936 onderkende MULLER-STOLL dat HUXLEY's *Xiphoteuthis* uit vier disparate stukken bestond. Het belangrijkste deel plaatste hij bij de *Aulacoceratidae*, als *Atractites elongatus* (DE LA BECHE). Hij vertelt dat MOJSISOVOICS reeds in 1871 HUXLEY's fossiel niet vertrouwde en het wegliet, NAEF (1922) gaf HUXLEY nog het voordeel van de twijfel. De andere door HUXLEY (1864) beschreven fossielen met weke delen werden door DONOVAN (1977) ontmaskerd. Het waren samenstellingen van belemnietenrostra en fossielen van loligosepiiden en phragmoteuthiden. Deze samenstellingen werden gemaakt door verzamelaars en handelaren in fossielen. PHILLIPS, (1980) haalt bij zijn beschrijving van deze falsificaten een brief aan van M.L. Bairstow waarin stond dat voor de oorlog in Charmouth het verhaal ging dat een plaatselijke verzamelaar door HUXLEY afgebeelde fossielen had gemaakt.

Kort voor deze ontmaskering werden in Duitsland uit de Posidonienschiefers belemnieten met weke delen aangeboden (WIESENAUER, 1976, RIETSCHEL, 1977 en SEILACHER & WIESENAUER 1978). Deze fossielen geleken sterk op HUXLEY's afbeeldingen en werden er mee vergeleken (RIETSCHEL, 1977) (fig. 4). Bij nauwkeurig onderzoek bleken het echter falsificaten te zijn (RIEGRAF & REITNER, 1979). RIEGRAF & REITNER ontdekte dat rostra van *Passaloteuthis paxillosa* (SCHLOTHEIM) gemonteerd waren in fossielen met een phragmocoonstuk en armafdrukken van *Phragmoteuthis conocauda* (QUENSTEDT). Zij eindigen hun onderzoek met de volgende conclusies: 'Die Kenntnis über die Belemnitida reduziert sich nun auf die Rostren,

* Geologische Instituut, Melkweg 1, Groningen

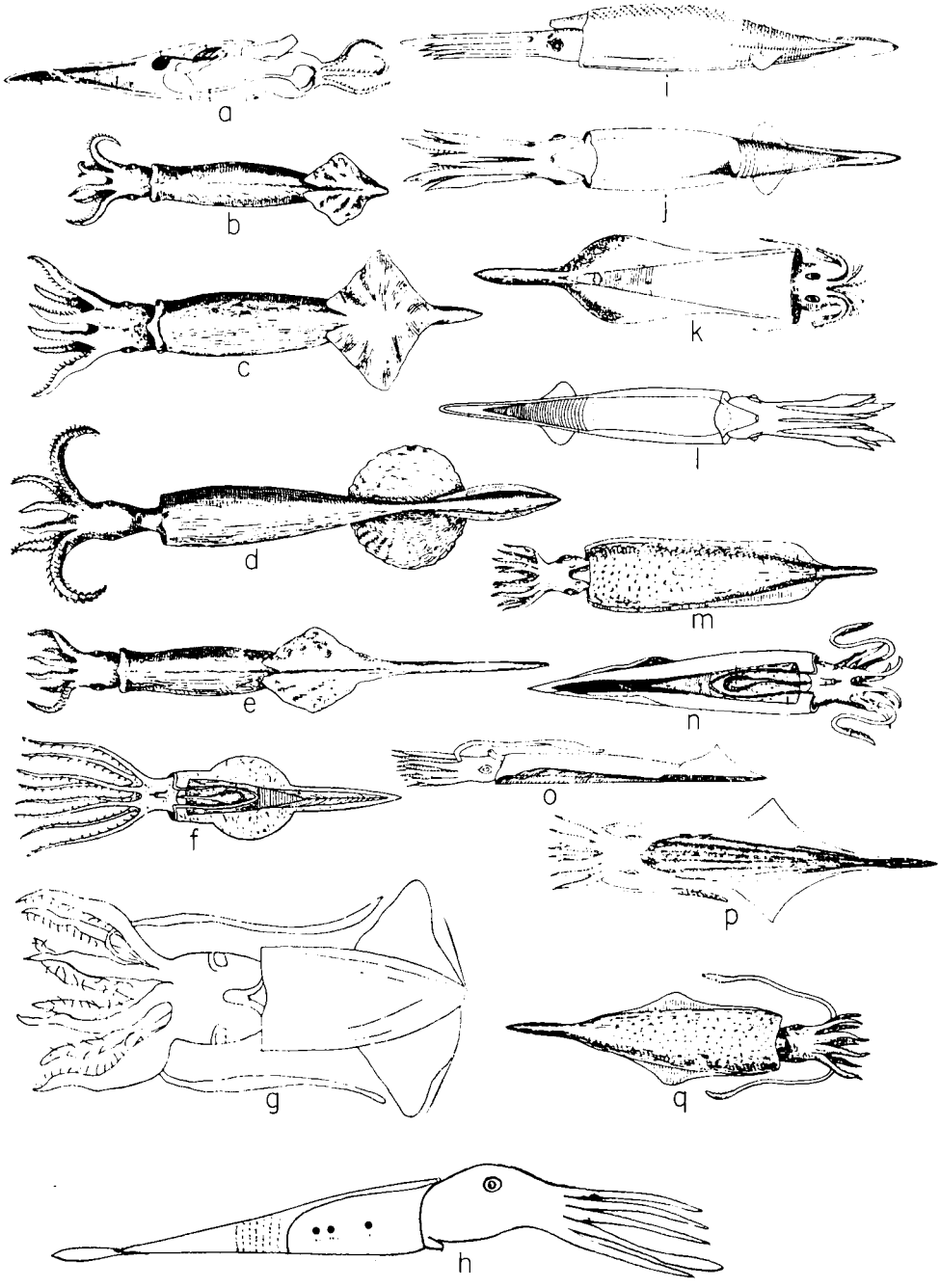


Fig. 1. Een menagerie van reconstructies van belemnieten, zoals verschillende auteurs zich die voorstelden. a) naar Von Stromer, 1909 (NAEF, 1922, fig. 76c); b) naar Abel, 1916 (NAEF, 1922, fig. 80); c) idem; e) idem; f) naar Owen, 1843 (NAEF, 1922, fig. 75a); g) naar Zittel, 1921 (SCHINS, 1975, fig. 1A); h) naar SPAETH, 1975 (fig. 2); i) naar NAEF, 1922 (fig. 67); j) idem; k) naar Quenstedt, 1849 (NAEF, 1922, fig. 75b); l) naar een recente prentbriefkaart van het Geological Museum te Londen; m) naar Huxley, 1864 (NAEF, 1922, fig. 75c); n) naar Pohlig, 1909 (NAEF, 1922, fig. 76b); o) naar d'Orbigny, 1840 (NAEF, 1922, fig. 74); p) naar d'Orbigny, 1842 (NAEF, 1922, fig. 74); q) naar Fraas, 1910 (NAEF, 1922, fig. 76a)



Fig. 2. *Belemnites bruguierianus* D'ORBIGNY destijds in het bezit van Rev.Mr.Montefiore, thans British Museum (Natural History) Nr. 74106, zoals HUXLEY (1864, Pl. I, fig. 1) die afbeeldde. PHILLIPS (1980, fig 3) geeft een foto van dit falsificaat. Reproductie M. Bijl.

die Phragmokone und die Proostraka. Die Existenz eines Tintenbeutels ist nicht ganz gesichert. Die systematische Stellung innerhalb der Cephalopoden ist unsicher geworden'.

Deze Duitse falsificaten hadden echter de belangstelling voor dibranchiate cephalopoden gestimuleerd (SEILACHER, 1983). Daarbij werden echte fossielen van rostra met weke delen gevonden (SEILACHER, 1983, REITNER & URLICHS, 1983, RIEGRAF & HAUFF, 1983). De resultaten van onderzoek naar deze fossielen komen in de discussie aan de orde.

De systematiek van belemnieten

De grote waarden aan belemnieten gehecht bij stratigrafisch onderzoek (bv CHRISTENSEN, 1975), maakt dat veel onderzoek is gedaan naar de systematiek van belemnieten. De nadruk ligt bij dit onderzoek op de schelp, met name aan phragmocoon en protoconch wordt veel aandacht gegeven (bv JELETZKY, 1966, BIRKELUND & HANSSEN, 1974, DONOVAN, 1977, REITNER & ENGESER, 1982). Een groot vraagpunt is in hoeverre de Aulacocerida en de Belemnitida verwant zijn. Bij beide groepen is een duidelijk rostrum aanwezig.

Oudere auteurs (bv STEINMANN, 1910, en NAEF, 1922) nemen aan dat de Belemnitida afstammen van de Aulacocerida. JELETZKY (1966) komt in zijn uitgebreide studie tot de conclusie dat dat niet het geval is. De Aulacocerida zijn een aparte groep ontstaan uit Bactriti-de- achtige voorouders. De Belemnitida zouden ontstaan zijn uit Phragmoteuthida-achtige voorouders. ENGESER & REITNER (1981) en REITNER & ENGESER (1982) leggen de nadruk op de protoconch. De Phragmocoon-dragende inktvissen, de Belemnomorpha, delen zij in vier groepen:

'Aulacoceride type'
'Belemnitide type'
'Belemnoteuthis type'
'Spirulide type'

Het grote verschil geldt de protoconch. Het 'Spirulide type' heeft daarin een caecum en prosipho doordat een afsluitend membraam ontbreekt. Het verschil bij de andere typen wordt gevormd door de vorm van de protoconch en bij het 'Belemnitide type' doordat daarnaast de longitudinale as van phragmocoon en protoconch niet in een lijn liggen, hetgeen ze bij de andere

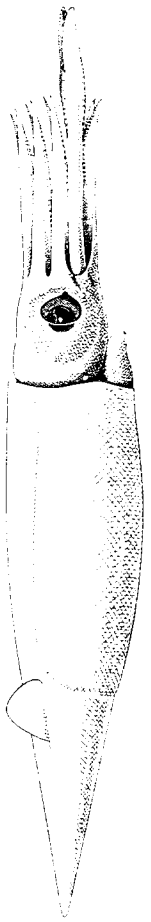


Fig. 3. NAEF's (1922, fig. 62a) reconstructie van de '*protodecapus*'. Voor de talloze anatomische details wordt naar het oorspronkelijk onderschrift verwezen.

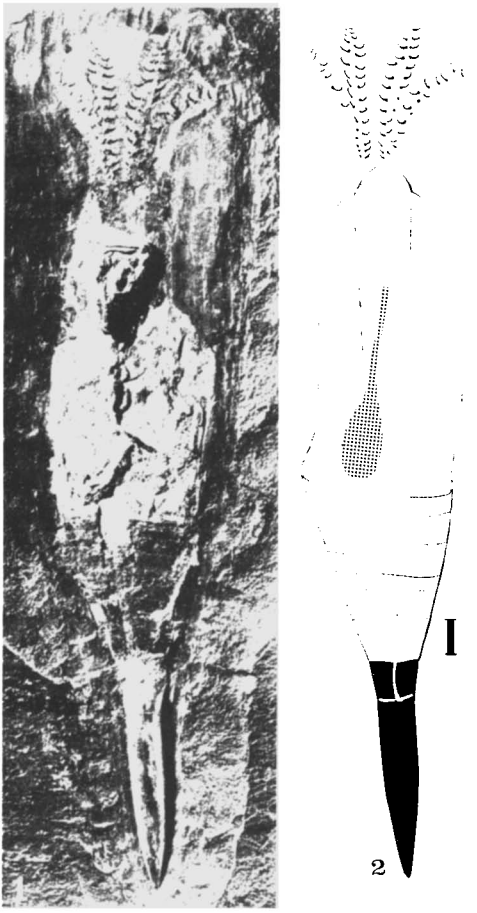


Fig. 4. Een falsificaat van een belemnietendier met weke delen (1), en de daarop gebaseerde reconstructie (2) welke in de jaren 70 opdook in Duitsland. Het maatstreepje is 1 cm. Naar WIESENAUER (1976).

typen wel doen (fig. 5). REITNER & ENGESER (1982) doen geen uitspraak over de verwantschap tussen Aulacocerida en Belemnitida, maar in hun figuur 2 verbinden ze beide met een stippellijntje en vraagteken.

GUSTOMESOV (1976; 1978) legt evenals STEINMANN (1910) en NAEF (1922) de nadruk op de grote overeenkomst tussen de rostra van Aulacocerida en Belemnitida, met name waar het de oppervlakstructuur betreft. De grote verschillen tussen beide groepen, zoals JELETZKY (1966) die schetst, zwakt hij af. Hij stelt dat tussen het Trias en de Jura de Belemnitida polyphyletisch zijn ontstaan uit de Aulacocerida. DAUPHIN (1983) vergelijkt de mening van JELETZKY en GUSTOMESOV. Zijn conclusie is dat er te weinig vergelijkbare informatie beschikbaar is. In mijn artikel wordt alleen gekeken naar de Belemnitida.

De Boven-Krijt belemnieten

In Nederland komen belemnieten voornamelijk voor in het Boven-Krijt in Zuid-Limburg. VAN DER TUUK & BOR (1979) geven een stratigrafisch overzicht van deze belemnieten en beschrijven daarbij acht soorten. Het spaarzame voorkomen in overig Nederland staat bij VAN DER LIJN (1973) vermeld.

De taxonomie van Boven-Krijt belemnieten wordt bedreven aan de hand van een aantal maten van het rostrum, dat daartoe wordt gesplitst (BIRKELUND, 1957; ERNST, 1964; STEVENS, 1965; CHRISTENSEN, 1975a; CHRISTENSEN, ERNST, SCHMID, SCHULZ & WOOD, 1975; VAN DER TUUK & BOR, 1979). De nadruk op het rostrum bij deze fossielen is het gevolg van het

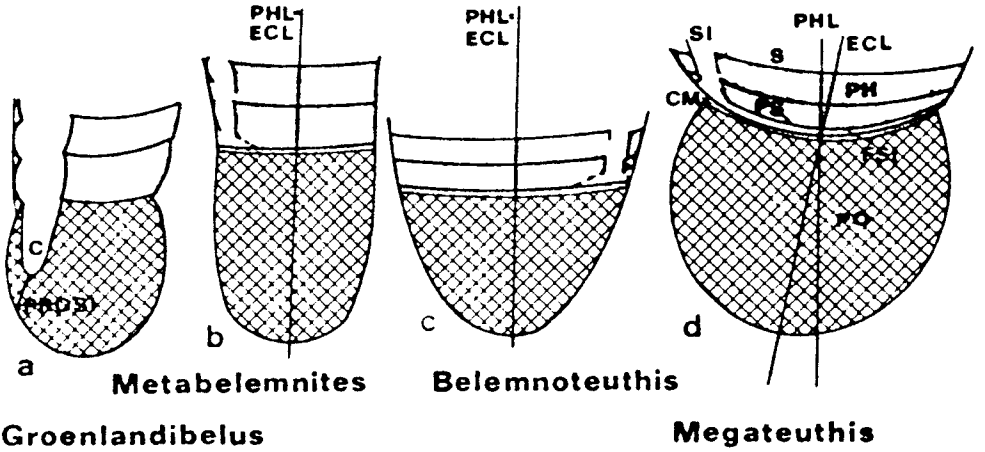


Fig. 5. De vier verschillende vormen van de protoconch bij de Belemnomorpha, naar REITNER & ENGESER (1982, fig. 1). a. 'spirulide type'; b. 'Aulacoceride type'; c. 'Belemnoteuthide type'; d. 'Belemnitide type'. (Afkortingen: PH = phragmocoon, PHL = lengte as van de phragmocoon, C = caecum, PROSI = prosipho, ECL = lengte as van de embryonale kamer, SI = sipho, CM = afsluitend membraam, PS = eerste septum, S = Septum, FSI = voet van de siphuncul, PO = protoconch).

schaars voorkomen van de andere delen van de schelp. Proöstracum is nog nooit, phragmocoon zelden en het alveolaire deel van het rostrum niet vaak gevonden (CHRISTENSEN, 1972).

Een opvallend verschijnsel bij de Boven-Krijt belemnieten van de familie Belemnitellidae PAVLOV, 1914, is het voorkomen van vaatindrukken. Voor de beschrijving bij de verschillende soorten kan verwezen worden naar BIRKELUND (1957) voor *Actinocamax primus* ARKHANGELSKY, *A. lundgreni* STOLLEY, *A. propinquus* MOBERG, *A. verus* MILLER, *Gonioteuthis westfalica* SCHÜTER, *Belemnitella langei* (JELETZKY), *B. junior* (NOWAK), *Belemnella lanceolata* (SCHLOTHEIM), *B. occidentalis* BIRKELUND, *B. casimirovensis* (SKOLODRÓWNA), naar CHRISTENSEN (1975a) voor *Gonioteuthis granulataquadrata* (STOLLEY), *G. granulata* (BLAINVILLE), *G. quadrata* (BLAINVILLE), *Belemnocamax maximillatus* (NILSON), *B. balsvikensis* (BROTZEN), *Belemnitella alpha* NAIDIN, *B. minor* JELETZKY, naar CHRISTENSEN, ERNST, SCHMID, SCHULZ & WOOD (1975) voor *Belemnitella mucronata*. Slechts weinig auteurs gaan in op de betekenis van deze indrukken (recentelijk STEVENS, 1965, en GUSTOMESOV, 1975). In de hoop verder inzicht in het belemnietendier te krijgen is naar vorm en functie van deze vaatindrukken gekeken.

MATERIAAL

Voor de bestudering van de vaatindrukken is goed geconserveerd materiaal nodig. Een oriënterend bezoek aan het Natuurhistorisch Museum in Maastricht leerde dat dergelijk materiaal vrij zeldzaam is. Fossielen uit belemnietenkerkhoven, zoals beschreven door FELDER (1960), zijn voor deze studie te afgesleten.

Uit de collectie van het Rijksmuseum van Geologie en Mineralogie (RGM) te Leiden werden exemplaren, voornamelijk van *Belemnitella*, voor onderzoek geleend. Uit de collectie van het Geologisch Instituut te Groningen werden enige exemplaren *Gonioteuthis* bekeken. Deze laatsten bevinden zich thans in het Rijksmuseum van Geologie en Mineralogie in Leiden.

Tijdens een bezoek aan het British Museum (Natural History te Londen) werd een overzicht verkregen van de Belemnomorpha. In het Rijksmuseum van Natuurlijke Historie te Leiden werd de variabiliteit in de recente Cephalopoden bekeken.

Exemplaren van *Ommastrephes spec.*, gekocht op de Groninger Vismarkt, werden gebruikt om inzicht in het bloedvaatstelsel van Cephalopoden te krijgen.

METHODE

Met betrekking tot de fossielen

Gezocht moest worden naar een methode om goede afbeeldingen te krijgen van de vaatindrukken, zonder sporen achter te laten op de fossielen.

Met behulp van een binoculair met tekenspiegel zijn een aantal tekeningen gemaakt. De-

ze methode heeft als voordeel dat er intensief op het materiaal wordt gekeken. Nadeel is dat slechts een zijde tegelijk in beeld kan worden gebracht en dat diepte en breedte van de vaatindrukken slecht weergegeven worden.

Informatie bij de afdeling vingerafdrukken van de Groninger Gemeentepolitie leerde dat de daar gebruikte methode voor vingerafdrukken niet toepasbaar is. Inkt trekt in de fossielen.

SCHMID (1974) beschreef een methode om met behulp van een kunststofhuis een afgietsel te krijgen van het oppervlak van de belemniet. Door dit afgietsel open te snijden en op een vlakke ondergrond te plakken werd een beeld gekregen van de oppervlakstructuur. CHRISTENSEN (1975) en CHRISTENSEN, ERNST, SCHMID, SCHULZ en WOOD (1975) hanteerden deze methode bij Boven-Krijt fossielen. Hun nauwkeurig vermeldde materialen waren in Groningen niet verkrijgbaar. Wel verkrijgbaar was een siliconenrubber: Latex van de firma Romar Voss.

De fossielen werden met klemmen aan een statief gehangen. Daarna werden ze enige malen ondergedompeld in de latex. Na het drogen werd de latex-huid van het fossiel gestroopt, opengesneden en tussen twee glasplaatjes geklemd. Dit laatste omdat vastlijmen zonder lijmbobbels niet mogelijk bleek. Het resultaat van een positiefafdruk met stempelinkt (vgl SCHMID, 1974) was niet erg bevredigend. De kunststofhuid was er te onregelmatig voor. Daardoor kwam het patroon van het vaatstelsel niet goed over. Omdat de drie à vier lagen latex een beige doorzichtige huid vormen, bleek fotograferen met doorvallend licht een mogelijkheid. Hiermee werden redelijke afbeeldingen van de oppervlaktesculptuur verkregen.

Met betrekking tot de recente cephalopoden

Om inzicht te krijgen in het bloedvatstelsel van moderne cephalopoden werd getracht een vrij grote inktvis (ca 40 cm lang) te snijden. Daarbij werden de bloedvaten ingespoten met kleurstof. Deze poging geschiedde in samenwerking met Drs. P.J. Geerlink op het Zoölogisch laboratorium in Haren. Het bleek dat alleen de

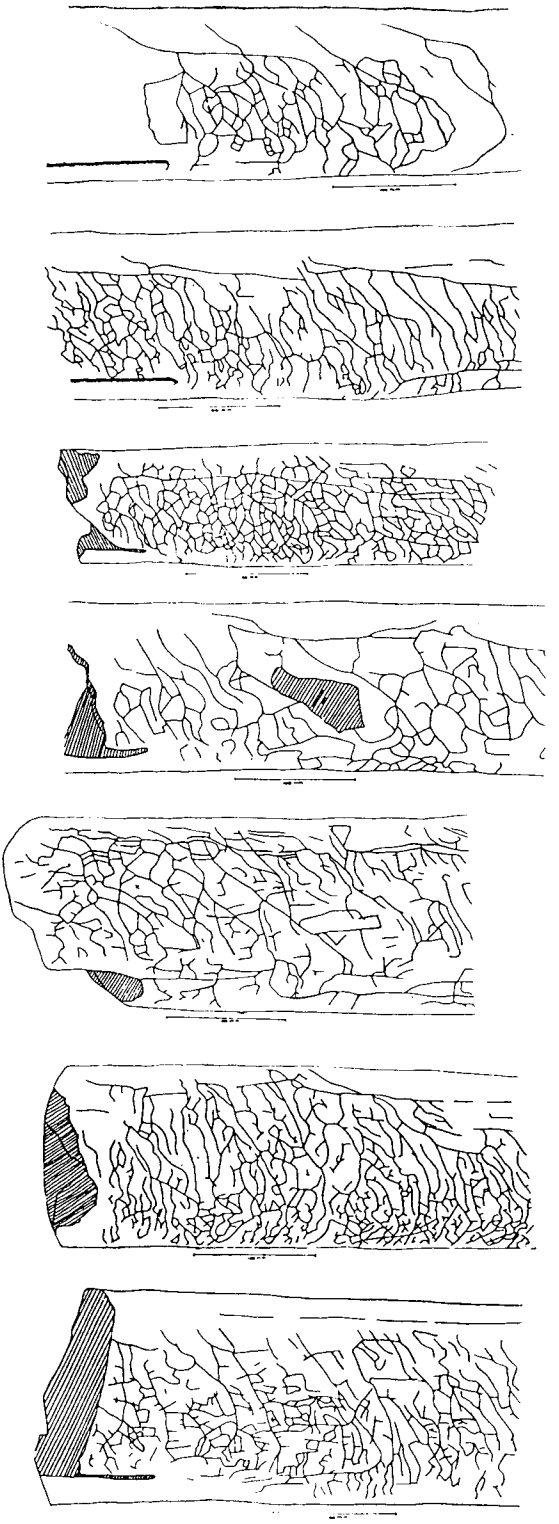


Fig. 6. Vaatindrukken op *Belemnitella spec.*, de ventrale spleet, het afgebroken alveolaire deel en beschadigingen zijn gearceerd. Van boven naar beneden RGM nr. 365949, 365950, 365951, 365952, 365953, 365954, 51795. De eerste zes komen uit een collectie van 50 stuks, herfst 1958 verzameld door K.C. Roos & W.M. Felder uit het Maastrichtse Krijt (Nekami, Rooth bij Bemmelen). De laatste werd in 1948 door Dr. Ir. Van Veen in de Sibbegroeve te Maastricht gevonden.

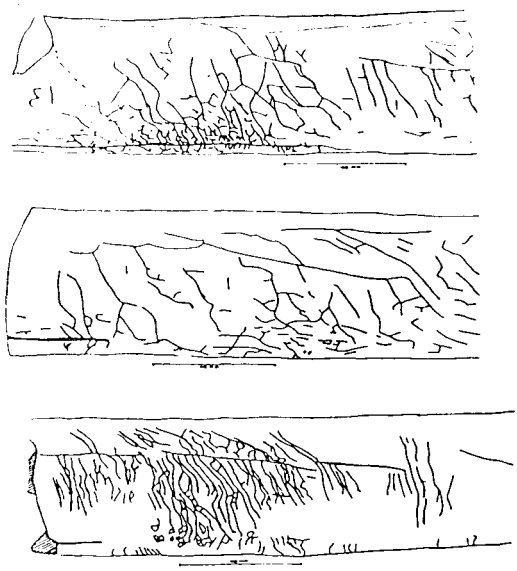


Fig. 7. Vaatindrukken op *Gonioteuthis spec.* De bovenste twee zijn *Gonioteuthis granulata* (DE BLAINVILLE), Onder- Senoon, Misburg, Nedersaksen, de onderste is *Gonioteuthis quadratus* (DE BLAINVILLE), Campanien (Quadratenschichten), Beckum, Westfalen. Collectie Geologisch Instituut Groningen, thans RGM nr. 365946, 365947, 365948. De ventrale spleet is als donkere streep aangegeven.



Fig. 8. *Vena subcutanea anterior dextra* van *Eledone moschata.* Foto van een preparaat dat met de methode Spalteholz doorzichtig is gemaakt. Linksonder zijn ook takken van de rechter *Vena subcutanea posterior* te zien. Naar GRIMPE 1913 Tafel XIX, fig. 8. Reproductie M. Bijl.

belangrijkste bloedvaten zichtbaar te maken waren. Het vaatstelsel in de mantel en rond de schelp, welke voor vergelijk met belemnieten zo belangrijk zijn, werd niet zichtbaar. Dit vereist inspuiten in levende inktvissen. De hiervoor benodigde techniek, aquaria met inktvissen, operatiemethoden etc. waren niet beschikbaar.

Als alternatief werd, met enig succes, in de literatuur gezocht naar ouder anatomisch onderzoek. Werk van GRIMPE (1913) aan *Octopus* en van WILLIAMS (1902 en 1909) aan *Loligo* was goed bruikbaar. TOMPSETT's (1939) anatomische beschrijving van *Sepia* gaf slechts de hoofdvaten aan.

RESULTATEN

Met betrekking tot de fossielen

De figuren 6 en 7 tonen lijntekeningen gemaakt met behulp van een binoculair met tekenspiegel. Steeds is de linkerzijde van het rostrum getekend. De vermelde namen zijn ontleend aan de etiketten van de fossielen. Op de figuren is te zien dat aan de ventrale zijde hoofdvaten lopen die naar ventraal afbuigen. Ze vertakken sterk en ventraal anastomoseren ze, zodat ze daar een plexusachtige indruk maken. De rechterhelft vertoonde hetzelfde beeld.

De beelden welke op de kuststofhuidjes ontstonden sloten goed aan bij het bovenstaande. Het anastomeren is, met name bij *Gonioteuthis* sterk bij de ventrale spleet aanwezig.

Met betrekking tot recente cephalopoden

Zoals reeds opgemerkt bleef dit onderdeel tot literatuur onderzoek beperkt. Omdat schelpen van mollusken worden gevormd door de mantel, werd gezocht naar het bloedvatstelsel in de mantel rondom de schelp. Het anastomerende beeld zoals belemnieten-rostra dat vertonen, betekende dat een capillair netwerk bij cephalopoden moest worden aangetoond.

WILLIAMS (1902) verrichtte onderzoek aan *Loligo pealii* LESUEUR waarin hij het gesloten bloedvatsysteem met het voorkomen van capillair-netten aantoonde.

GRIMPE (1913) beschreef uitvoerig het bloedvatstelsel van *Octopus.* Hij vermeldde herhaaldelijk anastomosen. Een interessant stuk gaat over de *Vena subcutanea anterior,* een huidvene die het bloed uit het voorste en bovenste deel van de mantel afvoert en uitmondt in een vene rond het oog. Bij de beschrijving van het voorste deel van octopus is de aanwezigheid van anastomosen aan de ventrale zijde en het ontbre-

ken aan de dorsale zijde opvallend. Juist de ventrale zijde van belemnieten vertonen anastomosen. Uit de beschrijving van de mantelarterie blijkt dat deze ook langs de rudimentaire schelp loopt.

De beschrijvingen en figuren van WILLIAMS (1902, 1909) en GRIMPE (1913) (zie fig. 8), geven de indruk dat de vaatindrukken op Belemnitellidae rostra in verband staan met het bloedvatstelsel rondom de rostra.

DISCUSSIE

Over de vaatindrukken

Wanneer de vaatindrukken op de belemnieten worden vergeleken met de patronen van het bloedvatstelsel bij moderne cephalopoden, lijkt het waarschijnlijk dat de vaatindrukken in verband staan met bloedvaten. Deze bloedvaten hebben dan in de mantellaag rond het rostrum gelopen. Deze conclusie is sinds 1827 door de meeste auteurs getrokken. In recente tijd heeft GUSTOMESOV (1975) een andere mening verkondigd.

DE BLAINVILLE bracht in 1827 de indrukken op *Belemnitella mucronata* in verband met bloedvaten (QUENSTEDT, 1846, 1849). WEGNER (1905) geeft een uitgebreide beschrijving van de vaatindrukken op Boven-Krijt belemnieten. STEINMANN (1910) vestigt de aandacht op vaatindrukken op rostra van het genus *Dictyoconites* uit het Boven-Trias. Dit zijn de enige niet Boven-Krijt belemnieten waarop een dergelijk patroon te zien valt. JELETZKY (1966) deelde *Dictyoconites* in bij de orde Aulacocerida. Hierbij bestudeerde hij, evenals STEINMANN, het oorspronkelijk materiaal. Het is opvallend dat hij de vaatindrukken op de rostra niet vermeldde, maar dat kan het gevolg zijn van het geringe belang dat hij aan de oppervlakstructuur van rostra hecht. Het patroon op *Dictyoconites* (fig. 9) is vergeleken met dat op *Belemnitellidae* sterk horizontaal gestreept. STEINMANN (1910) trekt phylogenetische conclusies uit de sterke overeenkomst tussen het vaatstelsel op *Dictyoconites* en *Belemnitellidae*. De laatsten zouden van de eerste afstammen. NAEF (1922) was van mening dat zulke grote conclusies op grond van dit aspect niet verstandig zijn. Hij tracht een verklaring voor de gehele oppervlakstructuur op de rostra te geven. De 'dorsolateral double furrows' brengt hij in verband met laterale vinnen. De op het rostrum zichtbare bloedvaten verzorgden het spierweefsel van de vinbasis (bij NAEF 'Flossengrund'). MULLER-STOLL (1936) nam NAEF's conclusie over. STEVENS (1965) en GUSTOMESOV (1975) zijn de jongste schrijvers over de oppervlakstructuur van rostra.

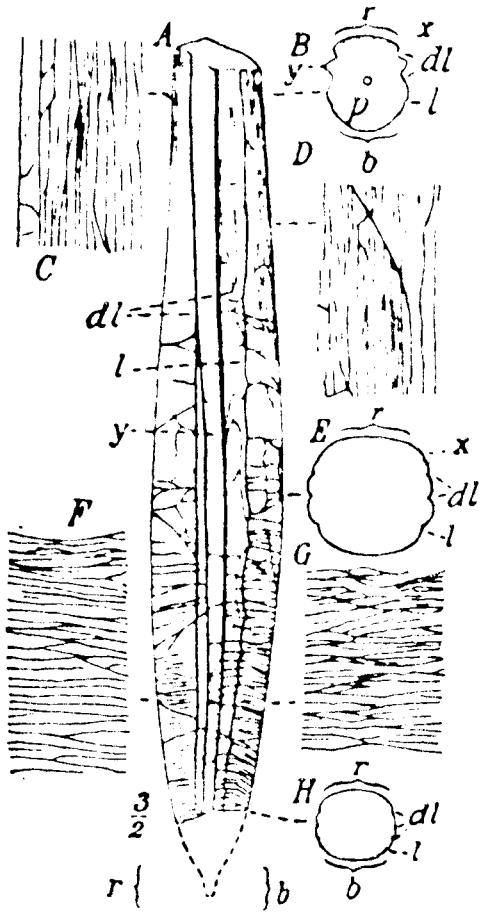


Fig. 9. Vaatindrukken op *Dictyoconites reticulatus* VON HAU. A. rostrum op zijkant, B, E, H, doorsneden op verschillende hoogten; C. lengtestrepen op rug, D, op buikzijde, F, verloop van de vaatvertakkingen op de rug-, G op de buikzijde. r = rugzijde, b = buikzijde, dl = dorsolaterale groeven, x = dorsale groeven, y = middenrib, l = laterale lijn. Naar STEINMANN, (1910, fig. 1).

De oppervlakstructuur van belemnietenrostra kan bestaan uit laterale groeven of lijnen, uit de ventrale spleet of ventrale/dorsale groeven en tenslotte kunnen vaatindrukken, striae en granulae zichtbaar zijn. STEVENS (1965) neemt in navolging van bv NAEF (1922) aan dat de laterale groeven of lijnen aanhechtingen zijn van gepaarde laterale vinnen (fig. 10). Granulae en striae staan in verband met de aanhechting van transversale over het rostrumoppervlak lopende spieren. De vaatindrukken takken niet echt af van de laterale groeven, zij lijken eerder af te takken van naast de groeven liggende bloedvaten waarvan geen indruk is achter gebleven. STE-

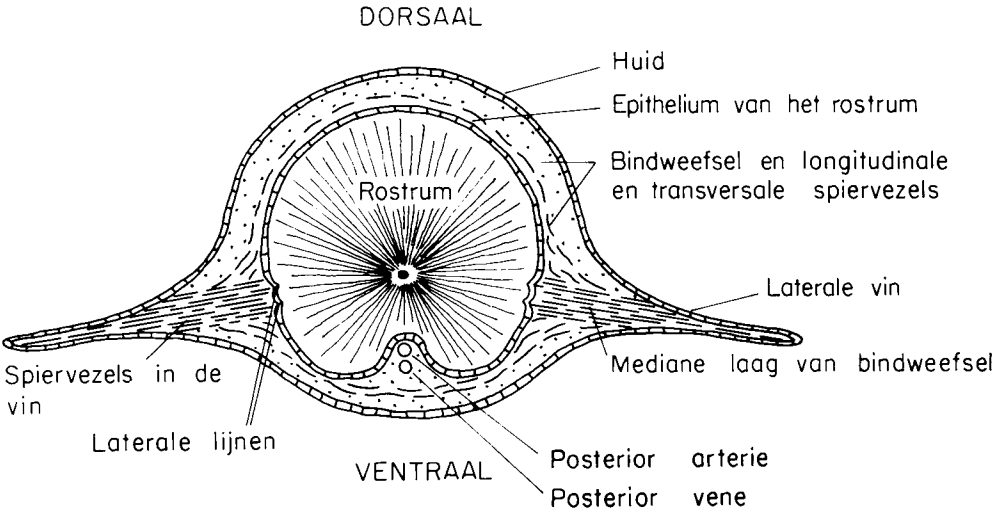


Fig. 10. Hypothetische transversale doorsnede door een belemnietenrostrum en de omringende weke delen naar STEVENS (1965), fig. 18). De relatie is te zien tussen de laterale vinnen met bijhorende musculatuur en de laterale groeven. In de ventrale groeve liggen twee hypothetische bloedvaten.

VENS brengt het vaatstelsel in verband met de bloedvoorziening van het spierweefsel van de vinnen. De dorsale/ventrale groeven bij veel Jura en Onder-Krijt belemnieten ziet hij aan voor hoofdbloedvaten (zie fig. 10). De ventrale spleet bij Boven-Krijt belemnieten, zoals de *Belemnitellidae* heeft zijns inziens een andere functie. Hij vermoedt dat deze te maken heeft met weefsel dat vergelijkbaar is met de 'siphuncular surface' langs de *Sepia* schelp (zie verderop). Wanneer aangenomen wordt dat de laterale groeven de plaats van aanhechting van de laterale vinnen aangeeft, dan zijn in de reconstructies van bv NAEF (1922) (zie fig. 3) de vinnen niet ver genoeg naar achteren aangegeven. GUSTOMESOV (1975) kwam ook tot deze conclusie. In aanmerking genomen dat de dorsale/ventrale groeven hoofdbloedvaten zouden zijn is het zeer merkwaardig dat in Boven-Krijt belemnieten met vaatindrukken de hoofdvaten lateraal liggen en juist ventraal, rond de ventrale spleet, een sterk anastomerend net is. Dat laatste betekent dat in Boven-Krijt belemnieten ventraal er juist geen hoofdvaten liggen.

GUSTOMESOV (1975) verklaart alle oppervlakstructuren op de rostra met aanhechtingen van vinnen, spieren en mantel. Hij interpreteert met STEVENS de laterale groeven als aanhechtingen van laterale vinnen. De ventrale en dorsale groeven wijzen op cariniforme vinnen. STEVENS wees deze mogelijkheid af omdat dergelijke vinnen bij moderne cephalopoden ontbreken. GUSTOMESOV wijst echter op groeven die hij op ventrale en dorsale zijden van recente cephalopoden zag. Deze ziet hij als rudimenten van cariniforme vinnen. De striae en granulae staan in verband met de aanhechting van de mantel. Een zelfde functie wijst GUSTOMESOV de vaatindrukken toe. Wanneer de bloedvaten in dit deel van de mantel zo belangrijk zijn, waarom zijn er dan slechts bij een gering aantal species vaatindrukken te zien, zo vraagt hij zich af. Verder wijst hij op de relatie tussen dunne striae en de vaatindrukken. Als het een sterk naar voren komt is het ander slecht ontwikkelt en vica versa. In de hele groep van *Belemnitellidae* is de oppervlakstructuur sterk ontwikkeld. Dat wijst ook op de aanhechtingsfunctie. Tenslotte vraagt GUSTOMESOV zich af waarom de vaatindrukken zo diep weggezonken moeten worden. De ventrale spleet, met zijn vele anastomerende vaatindrukken, brengt hij ook in verband met cariniforme vinnen. De cariniforme vinnen verzorgen de stabiliteit van het belemnietendier. Doordat de schelp zo sterk is ontwikkeld heeft het dier minder mogelijkheden z'n stabiliteit te regelen dan de relatief flexibele moderne cephalopoden.

Ten aanzien van de vaatindrukken zijn er dus twee verklaringen. GUSTOMESOV (1975) verklaart ze als aanhechtingen voor de mantelspieren. De sterke overeenkomst tussen het patroon van het bloedvatstelsel van moderne cephalopoden (zie bij de resultaten) en de vaatindrukken is dan toevallig. STEVENS (1965) houdt, in navolging van vele oudere schrijvers, vast aan de idee dat het bloedvatindrukken zijn. Behalve als

bloedvoorziening voor de mantellaag, kunnen de bloedvaten ook een rol hebben gespeeld wanneer het rostrum een hypdrostatisch evenwichtsorgaan is geweest (zie verderop). Binnen de mollusken komen spierindrukken veelvuldig voor. Bloedvatindrukken zoals op belemnieten voorkomen, zijn mij verder onbekend. De vele spierindrukken zijn echter binnen de genera en soorten zeer constant. Ze vormen een belangrijk determinatiekenmerk. De gevonden vaatindrukken bij belemnieten anastomeren sterk. Het gevonden patroon vertoont een variabiliteit die bij bloedvaten gewoon en bij spierindrukken ongewoon is. Daarom heb ik de neiging STEVENS te volgen, en de vaatindrukken aan bloedvaten toe te schrijven. GUSTOMESOV's idee over cariniforme vinnen hoeft daarbij niet verworpen te worden. Wanneer het bloedvatindrukken zijn, dan is het waarschijnlijker dat deze een hydrostatisch evenwichtsorgaan dienden dan de mantelspieren. Voor de laatsten was een diepe verzinking niet nodig.

De functie van het rostrum

Omdat er weinig bekend is over de weke delen van het belemnietendier, is het rostrum van groot belang bij discussies over het functioneren van dit dier. Vier functies zijn bekend van het rostrum: de bescherming van een breekbaar phragmocoon, tegenwicht vormen voor een te licht phragmocoon, functioneren als hydrostatisch evenwichtsorgaan en aanhechtingsplaats voor mantelspieren.

Op de laatste functie is hiervoor reeds uitgebreid ingegaan. De eerste functie werd vooral vroeger erg belangrijk gevonden. Het woord 'belemniet' komt van het griekse 'belemnom' dat werpspeer betekend (SCHINS, 1975; RIETSCHEL, 1977). Omdat er veel zeer slanke belemnieten zijn, soms zelfs met een wespetaille tussen rostrum en phragmocoon, vermoedt men tegenwoordig hooguit secundaire waarde voor de verdedigingsfunctie (STEVENS, 1965; SPAETH, 1975).

Van groot belang is het rostrum voor het zweven van het belemnietendier: Het zware calciet-rostrum vormde tegenwicht voor het lichte gekamerde phragmocoon. De ontwikkeling van een groot, en variabel, drijfvermogen was een groot voordeel bij de evolutie van de cephalopoden (DONOVAN, 1964). Alvorens in te gaan op de rol van het rostrum eerst een korte beschrijving van de rol van het phragmocoon. DENTON & GILBERT-BROWN (1973) geven een overzicht van de kennis over het drijfvermogen bij moderne en fossiele cephalopoden. Zowel *Sepia,* als *Nautilus* en *Spirula* hebben een gekamerde schelp. Langs de kamers loopt een siphuncle dat bedekt is met levend weefsel: de 'Siphuncular surface'. Via dit weefsel is een actieve uitwisseling van gas en water mogelijk. Hierdoor kunnen een bepaald aantal kamers geheel of gedeeltelijk met gas gevuld zijn. Door dit mechanisme zijn deze dieren in staat hun drijfvermogen aan te passen aan de diepte waarop te zwemmen. DENTON & GILBERT-BROWN (1973) tonen aan dat ook in fossiele cephalopoden een dergelijk mechanisme werkzaam was. Bij belemnieten wordt aan het phragmocoon met zijn siphuncle een dergelijke functie toegedacht. Het rostrum werd gezien als tegenwicht voor de met lucht gevulde kamers van het phragmocoon.

Bij de functie van tegengewicht wordt uitgegaan van een massief calciet-rostrum. Het is echter de vraag of het rostrum zoals wij dat kennen, ook zo in het belemnietendier aanwezig was. Het phragmocoon was van aragoniet. SPAETH (1971) dacht ook in een rostrum aragoniet te hebben gevonden, maar trok (1973) dat terug. Toch is er geen eenstemmigheid over de oorspronkelijke mineralogische samenstelling van het rostrum. Deze vraag is erg belangrijk omdat bij de *Aulacocerida* de rostra wel van aragoniet zijn.

Voorlopig zal er van een calciet-rostrum moeten worden uitgegaan, maar niet van een zwaar massief calciet-rostrum. SPAETH (1975) berekende dat het rostrum veel lichter moet zijn geweest dan het ons is overgeleverd. Hij maakte een reconstructie van het belemnietendier en berekende het gewicht van de delen en kwam tot de conclusie dat het rostrum een porositeit van tenminste 20 volume procenten had, wilde het niet zinken. Daarbij moet in aanmerking worden genomen dat in zijn reconstructie het phragmocoon te groot is weergegeven ten opzichte van het rostrum (zie fig. 1). In werkelijkheid was de porositeit nog groter. Op een poreus rostrum wijzen ook de door RIEGRAF (1973) beschreven bijtsporen.

Uit electronen microscopische foto's van *Neohibolites minimus minimus* (MILLER) uit het Midden Albien (Onder-Krijt) bleek dat de structuur van de lamellen onregelmatige meandervormige relicten van steunlagen vertoonden. Een structuur die SPAETH (1971, 1973) deed denken aan de microstructuur van de gekamerde lagen in de *Sepia* schelp zoals KÄLIN (1967) die aantoonde. SPAETH (1971, 1973) komt zo op de gedachte dat het rostrum zelf een hydrostatisch orgaan is, analoog aan de *Sepia* schelp. Dat betekende dat ook in het rostrum uitwisseling van gas en water plaatsvond, op dezelfde wijze

als DENTON & GILBERT-BROWN (1973) voor moderne cephalopoden beschreven. Het is echter de vraag of SPAETH's gedachte juist is. Er is een sterke overeenkomst tussen SPAETH's (1971, 1973) plaatjes en die van KÄLIN (1967) en SPIESS (1972), evenwel de vergrotingsfactor is erg verschillend: SPAETH (1971, taf. 2, fig 6) 1500x, SPAETH (1973, taf. 27, fig 5 en 6) resp. 1230 en 1320 x, KÄLIN (1967, taf. 1 b en e) 173 x, SPIESS (1972, fig 4 a en b) resp. 85 en 150 x). Verder is het dan merkwaardig dat het belemnietendier er twee hydrostatische organen op na hield: het gekamerde phragmocoon en het rostrum.

STEVENS (1965) bracht de ventrale spleet bij Boven-Krijt belemnieten in verband met een 'siphuncle surface'. De diepliggende vaatindrukken zouden tesamen met de ventrale spleet zorg kunnen dragen voor de gasuitwisseling in het rostrum. Merkwaardig is dan dat slechts enkele belemnietenspecies duidelijke oppervlak structuren hebben welke in verband met de hydrostatische functie staan.

De relatieve grootte van het rostrum

Vondsten van phragmoconen zijn zeldzaam, die van proöstracum erg schaars. Van vele families is onze kennis hierover dan ook gebaseerd op analogieën met de weinige vondsten.

Veel oudere auteurs (NAEF, 1922, DONOVAN, 1964) achtten het lengte aandeel van het rostrum ten opzichte van het phragmocoon en het proöstracum gering. Zij worden daarbij beïnvloed door HUXLEY's (1864) falsificaten (zie fig. 1). Theoretisch moesten zij dat ook wel omdat ze van een zwaar rostrum uitgingen. SPAETH (1975) geeft het rostrum een groter aandeel. ENGESER & REITNER (1981) geven een nieuwe afbeelding van een reeds door QUENSTEDT afgebeeld exemplaar van *Hibolites hastatus hastatus* (MONTFORT). (fig 11). Hierin neemt het rostrum de helft in van de lengte. Met een lichter rostrum hoeft de phragmocoon ook niet zo groot te zijn. Bij de pas ontdekte echte weekdierfossielen van belemnieten hebben RIEGRAF & HAUFF (1983) de verhouding gegeven tussen rostrum en phragmocoon: bij *Acrocoelites brevirostris* (D'ORBIGNY) 1 : 1, bij *Acrocoelites quenstedti* (OPPEL) 2 : 1, bij *Rhabdobelus neumarktensis* (OPPEL) gemiddeld 1.7 : 1. Concluderend kan gesteld worden dat het rostrum een veel groter aandeel heeft gehad dan tot voor kort werd aangenomen. Het rostrum moet dus poreus zijn geweest.

Was het rostrum ten dele onbedekt?

SEILACHER (1968) kwam op grond van fossiele levenssporen tot de conclusie dat rostra

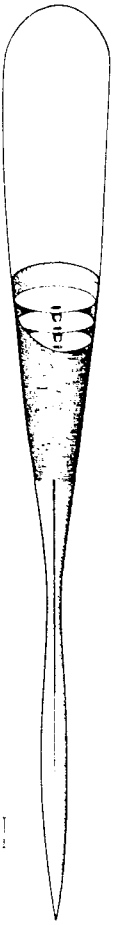


Fig. 11. *Hibolithes hastatus hastatus* MONTF, reconstructie van ENGESER & REITNER (1981, fig. 11b) naar het origineel dat reeds werd afgebeeld door QUENSTEDT (1867, 1885).

mogelijk ten dele onbedekt waren. Toen JORDAN, SCHEUERMANN & SPAETH (1975) op volwassen *Megateuthis* uit de Midden-Jura van Duitsland kleurpatronen ontdekten, wees dat op de mogelijkheid van een dun of niet bedekt rostrum. In een recent artikel over deze kleurpatronen (SPAETH, 1983) wordt op de mogelijkheid van een onbedekt rostrum niet teruggekomen.

SAMENVATTEND BEELD VAN HET BELEMNIETENDIER

Het onderzoek naar de coleoide cephalopoden is momenteel nog in volle gang (zie SEILACHER, 1983). Met het trekken van conclusies moet daarom voorzichtig omgesprongen worden.

Duidelijk is, dat het rostrum een groot aandeel had in de schelp van het belemnietendier. Dit rostrum was poreus. De zorg voor het drijfvermogen werd primair door het gekamerde phragmocoon gedragen. Er zijn aanwijzingen dat ook het rostrum een hydrostatisch evenwichtsorgaan is geweest, maar SPAETH (1973) die met dit idee kwam, vond het zelf nog niet helemaal overtuigend. Ik ben dat met hem eens. GUSTOMESOV's ideeën dat de vaatindrukken spierindruksels zijn lijken verworpen te moeten, worden ten gunste van bloedvatindrukken. De bloedvatindrukken kunnen een rol hebben gespeeld bij een hydrostatisch evenwichtsorgaan.

De ontdekking van echte fossielen van weke delen van het belemnietendier (SEILACHER, 1983; REITNER & URLICHS, 1983; RIEGRAF & HAUFF, 1983) leverde zekerheid op over lang vermoedde eigenschappen, welke door de ontdekking van falsificaten onzeker waren geworden: 10 vangarmen met gedifferentieerde haakjes, een inktzak en anaptychen-achtige kaken (fig. 12). Alle fossielen van weke delen vertonen een beschadigd phragmocoon. Aangenomen wordt dat roofdieren de beesten lek beten. Daarop zakte het gehele dier in de modder weg. Wanneer een inktvis gewoon sterft blijft hij een tijd drijven. De schelp rot los van het dier. Deze los gerotte schelpen kunnen een gaaf of weinig beschadigd fossiel van het phragmocoon opleveren. In het 'Treuchtlinger Marmor' worden niet zelden belemnieten met phragmocoon gevonden, zoals zichtbaar is in de vloeren van Hoog Catharijne in Utrecht.

□ Maart 1984



Fig. 12. Een echt fossiel van een Belemniet met weke delen. De *Passaloteuthis paxillosa* (SCHLOTHEM) var. A., WERNER uit het Onder-Toarcien (Posidonienschiefer, Schwarzjura II). Naar REITNER & URLICHS (1983, afb. 4).

SUMMARY

Little is known about the belemnite animal. Therefore, a study was undertaken of the vascular imprints in Upper Cretaceous belemnites. Literature studies and observations of the auther suggest that these may be imprints of bloodvessels. A review is presented of belemnite reconstructions. The rostrum was porous, and occupied a greater part of the shell than was currently assumed.

LITERATUUR:

BIRKELUND, T. (1957): Upper Cretaceous belemnites from Denmark. *Biol.Skr.Dan.Vid.Selsk.* 9 (1). 69 pp. Copenhagen.

BIRKELUND, T. & HANSEN, H.J., (1974): Shell ulstrastructures of some Maastrichtian Ammonoidea and Coleoidea. *Biol.Skr.Dan.Vid.Selsk.* 20 (6) Copenhagen.

CHRISTENSEN, W.K. (1972): Structure of the guard in a species of *Belemnitella*. *N.Jb.Geol.Paläont.Mh.*, 1972, 321-330, Stuttgart.

CHRISTENSEN, W.K. (1975a): Upper Cretaceous belemnites from the Kristianstad area in Scania. *Fossils and Strata* 7. 69 pp, Oslo.

CHRISTENSEN, W.K. (1975b): Designation of lectotypes for *Gonioteuthis westfalicagranulata* and *Gonioteuthis granulata quadrata*. *Paläont.Z.* 49: 126-134, Stuttgart.

CHRISTENSEN, W.K., ERNST, G., SCHMID, F., SCHÜLZ, M.G., & WOOD, C.J. (1975): *Belemnitella mucronata mucronata* (Schlottheim, 1813) from the Upper Campanian: Neotype, biometry, comparisons and biotratigraphy. *Geol.Jb.A 28:* 27-57. Hannover.

DAUPHIN, Y. (1983): Microstructure du phragmocöne du genre triasique *Aulacoceras* (Cephalopoda – Coleoidea) – remarques sur les homologies des tissus coquilliers chez les Céphalopodes. *N.Jb.Paläont. Abh.*, 165 (3): 418-437. Stuttgart.

DENTON, E.J. & GILPIN-BROWN, J.B. (1973): Floatation mechanisms in modern and fossil Cephalopods. *Adv.mar.Biol.* 11: 197-268.

DONOVAN, D.T. (1964): Cephalopod phylogeny and classification. *Biol.Rev.* 39: 259-287.

DONOVAN, D.T. (1977): Evolution of the Dibranchiate Cephalopoda. *Symp.zool.Soc.Lond.* 38: 15-48.

EHRHARDT, B. (1724): *De belemnittes Suevicis dissertatio, qua in primis in obscuri hactenus fossilis naturam inquiritur.* Diss. Leiden.

ENGESER, T. & REITNER, J. (1981): Beiträge zur Systematik von phragmokontragenden Coleoiden aus dem Untertithonium (Malm zeta, 'Solnhofener Plattenkalk') von Solnhofen und Eichstätt (Bayern). *N.Jb.Geol.Paläont.Mh.*, 1981 (9): 527-545. Stuttgart.

ERNST, G. (1964): Ontogonie, Phylogenie und Stratigraphie der Belemnitengattung *Gonioteuthis* Bayle aus dem nordwestdeutschen Santon/Campan. *Fortsch.Geol.Rheinld. Westf.* 7: 113-174. Krefeld.

FELDER, W.M. (1960): Het belemnietenkerkhof in het Gulpenskrijt. *Grondboor & Hamer* 1960 (3): 89-105.

FISCHER, K.C. (1981): *Chitinobelus acifer* n.g. n.sp., ein ungewöhnlicher Belemnit aus dem Lias epsilon von Holzmaden. *N.Jb.Geol.Paläont.Mh.* 1981 (3): 141-148. Stuttgart.

GRIMPE, G. (1913): Das Blutgefässsystem der dibranchiaten Cephalopoden. Teil I Octopoda. *Z.f.Wiss.Zool.* 114: 531-621, taf. XIX-XXI.

GUSTOMESOV, V.A. (1975): The furrows, commissure and fissure on belemnoid rostra and an interpretation of their biological significance. *Paleont.Jour.* 1975, no 3: 316-322.

GUSTOMESOV, V.A. (1976): Basic aspects of Belemnoid phylogeny and systematics. *Paleont.Jour.* 1976, no 2: 170-179.

GUSTOMESOV, V.A. (1978): The pre-Jurassic ancestry of the Belemnitida and the evolutionary changes in the Belemnoidea at the boundary between the Triassic and the Jurassic. *Paleont.Jour.* 1978, no 3: 283-292.

HUXLEY, T.H. (1864): On the structure of Belemnitidae; with a description of a more complete specimen of Belemnites than any hitherto known, and an account of a new genus of Belemnitidae: '*Xiphoteuthis*'. *Mem.Geol.Surv.U.K.* 2 : 1-22 (ook in: *The scientific memoirs of Thomas Henry Muxley* (M. Foster [ed]). deel III: 11-36 London, 1901)

JELETZKY, J.A. (1966): Comparative morphology, phylogeny and classification of fossil Coleoidea. *Univ.Kansas Contrib. Mollusca* 7 : 162 pp.

JORDAN, R., SCHEUERMANN, L. & SPAETH, C. (1975): Farbmuster auf Jurassischen Belemniten-Rostren. *Paläont.Z.* 49 (3): 332-343. Stuttgart.

KÄLIN, I., (1967): Beobachtungen über den Feinbau des Schulps von *Sepia officinalis*. *Rev.Suisse Zool.* 74: 596-602.

LIJN, P. van der (1973): *Het Keienboek, mineralen, gesteenten en fossielen in Nederland.* 6e druk, herzien en bewerkt door Dr. G.J. Boekschoten. Zutphen.

MÜLLER STOLL, H. (1936): Beiträge zur Anatomie der Belemnoidea. *Nova Acta Leopoldina*, n.s., 4 : 159-226.

NAEF, A. (1922): Die fossilen Tintenfische. 322 pp, Jena.

OWEN, R. (1844): A description of Certain Belemnites, preserved with a graet portion of their soft parts, in the Oxford Clay at Christian-Malford, Wiltshire. *Phil.Trans. 1844:* 65-85. Londen.

PHILLIPS, D. (1980): Fossil forgeries. *The geological* curator. 2 (9/10): 599-602.

QUENSTEDT, F.A. (1846): *Die Petrefactenkunde Deutschlands.* Tübingen.

QUENSTEDT, F.A. (1849): *Atlas zu den Cephalopoden.* Tübingen.

REITNER, J. & ENGESER, T. (1982): Phylogenetic trends in phragmocone-bearing coleoids (Belemnomorpha). *N.Jb.PaläontAbh.*, 164: 156-162. Stuttgart.

REITNER, J. & URLICHS, M. (1983): Echte Weichteilbelemniten aus dem Untertoarcium (Posidonienschiefer) Südwestdeutschlands. *N.Jb.Paläont. Abh.*, 165 (3): 450-465.

RIEGRAF, W. (1973): Bissspuren auf Jurassischen Belemnitenrostren. *N.Jb.Geol.Paläont.Mh.* 1972 (8): 494-500, Stuttgart.

RIEGRAF, W. & REITNER, J. (1979): Die 'Weichteil Belemiten' des Posidonienschiefers (Untertoarcium) von Holzmaden (Baden-Würtemberg) sind Fälschungen. *N.Jb.Geol.Paläont. Mh.* 1979 (5): 291-304. Stuttgart.

RIEGRAF, W. & HAUFF, R. (1983): Belemnitenfunde

mit Weichkörper, Fangarme und Gladius aus dem Untertoarcium (Posidonienschiefer) und Unteraalenium (Opalinuston) Südwestdeutschlands. *N.Jb. Paläont.Abh.*, 165 (3): 466-483. Stuttgart.

RIETSCHEL, S. (1977): Ein Belemnitentier im Senckenberg. *Natur und Museum.* 107 (5): 121-130. Frankfurt a.M.

SCHINS, W.J.H. (1975): Belemnieten. *Grondboor en Hamer.* 30 (4): 106-122.

SCHMID, F. (1974): Die präparativen Voraussetzungen für paläontologischen Arbeiten an Fossilen aus der Schreibkreide. *Der Präparator.* 20 (1/2): 9-22.

SEILACHER, A. (1968): Swimming habits of Belemnites – recorded by boring barnacles. *Palaeogeography, Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 4: 279-285. Amsterdam.

SEILACHER, A. (1983): Papers on cephalopod paleobiology and phylogeny. Editorial Introduction. *N.Jb.Paläont.Abh.*, 165 (3): 327-329. Stuttgart.

SEILACHER, A. & WIESENAUER, E. (1978): Preservational and adaptational history of Belemnites. *N.Jb.Paläont.Abh.*, 157: 145-149. Stuttgart.

SPAETH, C. (1971): Aragonitische und calcitische Primärstrukturen im Schalenbau eines Belemniten aus der englischen Unterkreide-Belemniten. *Paläont.Z.* 45 (1/2): 33-40. Stuttgart.

SPAETH, C. (1973): Weitere Untersuchungen der Primär- und Fremdstrukturen in calcitischen und aragonitischen Schalenlagen englischer Unterkreide-Belemniten. *Paläont.Z.* (3/4): 163-174. Stuttgart.

SPAETH, C. (1975): Zur Frage der Schwimmverhältnisse bei Belemniten in Abhängigkeit vom Primärgefüge der Hartteile. *Paläont.Z.* 49 (3): 321-331. Stuttgart.

SPAETH, C. (1983): Ergänzende Beobachtungen zur Farbmusterungen auf Belemniten-Rostren. *N.Jb.Geol.Paläont. Abh.* 165 (3): 438-449. Stuttgart.

SPIESS, P.E. (1972): Organogenese des Schalendrüsenkomplexes bei einigen coleoiden Cephalopoden des Mittelmeeres. *Rev.Suisse Zool.* 79 (1) 167-226.

STEINMANN, G. (1910): Zur Phylogenie der *Belemnoidea.Z. indukt.Abstamm.-. VererbLehre* 4: 103-122.

STEVENS, G.R. (1965): The Jurassic and Cretaceous Belemnites of New Zealand and a Review of the Jurassic and Cretaceous Belemnites of the Indo-Pacific Region. *N.Z.geol.Surv.paleont.Bull.* 36: 283 pp.

TOMPSETT, D.H. (1939): Sepia. *L.M.B.C. memoirs on typical British marine plants & animals.* deel 32 Liverpool.

TUUK, L. van der & BOR, T.J. (1979): Belemnieten van Zuid Limburg. *Grondboor & Hamer.* 34 (4): 121-132.

WEGNER, T. (1905): Die Granulatenkreide des westlichen Münsterlandes. *Z.d.deut. geol. Gesell.* 57 : 112-232. Berlijn.

WIESENAUER, E. (1976): Belemnitentiere aus dem Posidonienschiefer. *N.Jb.Geol.Paläont.Mh.* 1976 (10): 603-608. Stuttgart.

WILLIAMS, L.W. (1902): The vascular system of the Common Squid, *Loligo pealii* Lesueur. *Amer.Nat.* 36: 787-794.

WILLIAMS, L.W. (1909): *TheAnatomy of the Common Squid Loligo Pealii Lesueur.* Leiden.

geovaria

DE SNELLIUS-II EXPEDITIE

Nederlandse en Indonesische wetenschappers hebben in september en oktober van het afgelopen jaar in het kader van de Snellius-expeditie uitgebreide onderzoekingen verricht in Oost-Indonesië.

De expeditie is uitgelopen op het grootste en misschien wel het meest systematische onderzoek aan koraalriffen, dat ooit in deze wateren is uitgevoerd. Zo wilde men onder meer een antwoord proberen te vinden op welke wijze een koraalrif zich in het voedselarme tropische water in stand houdt. En passant werd een goed beeld verkregen van de gezondheidstoestand van de oostindonesische koraalriffen. Duidelijk werd dat de uitgestrekte zeegrasvelden in de buurt van de koraalriffen een belangrijke rol spelen in de voedsel- en energievoorziening van het koraalrif.

Een van de locaties waar onderzoek verricht is en waar men talrijke koralen heeft verzameld, was het eiland Sumbawa met zijn vulkaan de Tambora. Deze vulkaan is in 1815 uitgebarsten met een hevigheid die ongekend groot is geweest. De uitbarsting van de Krakatau is bijvoorbeeld vele malen minder hevig geweest. Een groot gedeelte van de oorspronkelijke vulkaan is daarbij weggeblazen. Men schat dat ongeveer 115 kubieke kilometer vulkanisch materiaal in de atmosfeer is terechtgekomen. De enorme hoeveelheden as hebben zoveel zonlicht onderschept dat in de zomer daarop in Noord-Amerika en West-Europa in juli nog sneeuw is gevallen, terwijl alom van misoogsten sprake was. Men probeert door onderzoek van de meegenomen koralen aan de weet te komen hoe deze organismen op de geweldige uitbarsting hebben gereageerd.

Prof. Dr. G.J. Boekschoten vond in fossiele miocene en pliocene riffen merkwaardige brokken kalksteen, die voor het grootste gedeelte uit vergroeide kalknaaldjes waren opgebouwd. Het materiaal was voordien geheel onbekend. Door