

Belemnieten

de bouw van de schaal en mogelijke diagenetische veranderingen daarin

Ir. W. J. H. Schins

ABSTRACT

In this paper a description is given of the constitution and ontogenesis of the Belemnoidae-species. Also a summary of the most recently published papers about chemical diagenesis is given, which is very important with relation to the reliability of values for paleotemperatures as obtained from oxygen-isotope composition in the guards.

INLEIDING

BELEMNIET is de populaire benaming voor een dier (fossiel) dat hoort tot de stam der Mollusken, de klasse Cephalopoden, de hoofdorde Dibranchiaten (tweekieuwigen), de orde der Decapoden (10-potigen) en de onderorde der Belemnoidae (NAEF 1912).

Het woord is afkomstig van het griekse 'belemnion' dat 'werpspeer' betekent en dat betrekking heeft op de harde inwendige schaal, welke men meestal als enig overblijfsel terugvindt. In veel gebieden in Nederland en Duitsland noemt men deze fossiele overblijfselen 'donderkeilen', omdat men vroeger dacht dat woedende goden ze als wijze van straf vanuit de hemel in de aardse bodem schoten.

Uit fossiele overblijfselen blijkt dat aan de voorkant van de kop van het dier meestal 10, in een cirkel geplaatste krachtig gespierde armen stonden die met zuignappen waren uitgerust en die enerzijds dienst deden als voortbewegingsorgaan en anderzijds om een gevangen prooi te kunnen vasthouden. De grote,

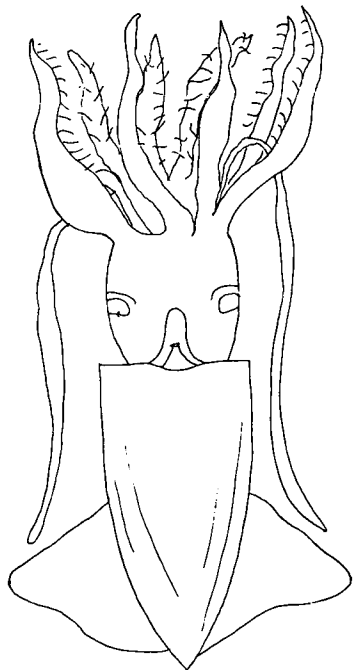


Fig. 1A : schematische voorstelling van de bouw van een belemniet (naar Zittel 1921)

flink ontwikkelde ogen die met een kapseltje waren omgeven doen denken aan de ogen van de tegenwoordige gewervelde dieren (ZITTEL 1921). Het zakvormige achterste deel van het dierenlichaam bevatte de tamelijk grote peervormige inktzak die een zwarte vloeistof bevatte die in tijd van gevaar werd uitgestoten en zo als afweermiddel tegen vijanden dienst deed. Bij sommige fossielen is deze inktzak, nog geheel gevuld teruggevonden.

Belemnieten waren zeer behendige, vraatzuchtige roofdieren. De grootsten bereikten een lengte van 2½ meter. Het waren horizontale zwimmers. Ze leefden gedurende de geologische perioden Trias tot in het Eoceen en beleefden hun bloeitijd in de Krijtperiode, die momenteel ongeveer 70-miljoen jaar achter ons ligt.

Belemnieten doen sterk denken aan de tegenwoordige inktvissen. Vele onderzoekers hebben steeds de belemnieten als rechtstreekse voorouders van onze recente inktvissen (*Sepia Officinalis*) beschouwd. Recentere onderzoekingen tonen echter aan (BARSKOW 1973) dat er enkele fundamentele verschillen bestaan in de anatomie van de schaal zodat eerder aan een parallelle evolutie moet worden gedacht dan aan een rechtstreekse ontwikkeling van de ene soort uit de andere.

De zeer rijk aan soorten zijnde belemnietenorde neemt in de geologie een belangrijke plaats in, met name in de paleontologie en de paleoklimatologie. Belemnieten zijn over de hele wereld verspreid en er is over de verschillende soorten erg veel literatuur voorhanden. Dit is voor een groot deel te danken aan de gunstige mogelijkheden tot fossilisatie van de schaal en de mogelijkheid de verschillende soorten op grond van hun schaalbouw te onderscheiden.

Foto 1: vergroting 1,3 x



De originele schaal die uit calciumcarbonaat bestaat is wat mineralogie en oorspronkelijke structuur betreft zeer belangrijk voor de bepaling van paleotemperaturen, d.w.z. temperaturen zoals ze in het geologische verleden hebben geheerst. Variaties in de temperatuur gedurende de precipitatie van kalk uit het omringende oceanwater hebben invloed op de O^{18}/O^{16} -isotopenverhouding in de kalk. (EPSTEIN, UREY etc.). Door het bepalen van de isotopische samenstelling van de zuurstof in de kalken belemnietenschalen is het dus mogelijk om bedoelde temperaturen te bepalen. Zoals later zal worden toegelicht bestaan er op dit terrein echter enkele fundamentele moeilijkheden.

Er zijn experimenten gedaan (de JONG, WESTBROEK 1974) om organische makromolekulen (in de vorm van eiwitten) die in fossiele schaaldelen van belemnieten worden aangetroffen te vergelijken met eiwitten aanwezig in de schaal van tegenwoordige inktvissoorten zoals *Sepia officinalis*. Het blijkt dat de betreffende makromolekulen in de schaal slechts weinig of geen verandering hebben ondergaan sedert de dood van de belemniet. Verder blijkt dat de structuur van genoemde eiwitten vrijwel identiek is met de structuur van eiwitten in recente inktvissoorten, zodat wat dit betreft van een 'konservatieve' evolutie gesproken kan worden. Van de belemnieten, die uit een week gedeelte en een harde schaal bestonden, is meestal slechts de schaal als fossiel terug te vinden.

DE OPBOUW VAN DE FOSSIELE BELEMNIETENSCHAAL

De drie belangrijkste schaaldelen heten respectievelijk proostracum, phragmoconus en rostrum. (zie fig. 1)

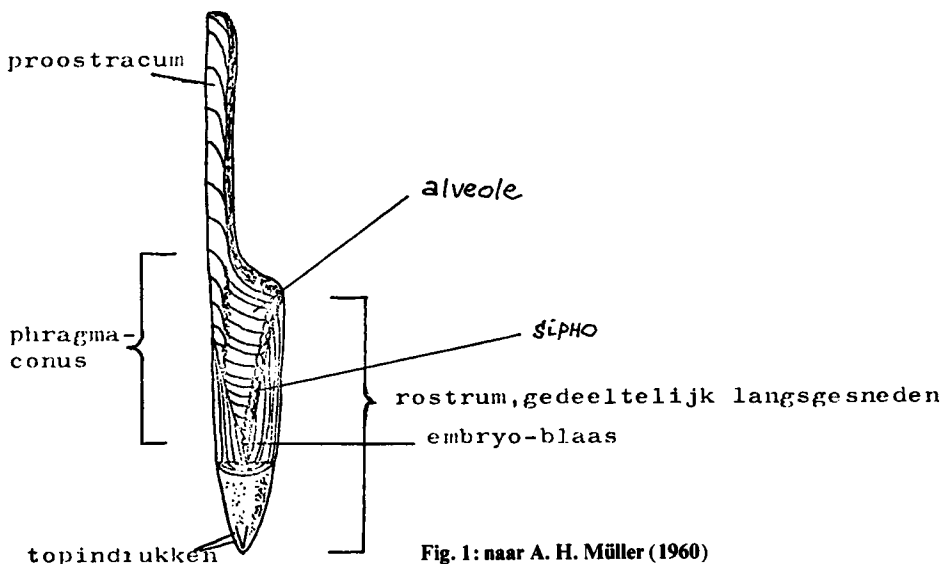


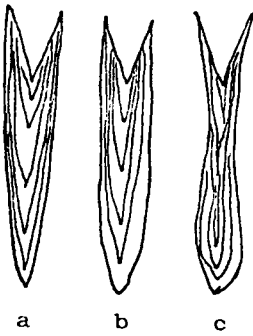
Fig. 1: naar A. H. Müller (1960)

Het Rostrum

Meestal vinden we slechts het rostrum terug (al of niet compleet) als fossiel. Dit fossiele rostrum kan 3 mogelijke uiterlijke vormen hebben (zie fig. 2)

Het bestaat meestal geheel uit calcië, dat in de vorm van smalle prisma's vrijwel loodrecht op de buitenwand is georiënteerd, waarbij de kristallografische c-as vanuit het centrum naar het buitenoppervlak is gericht (zie fig. 3 en foto 2).

Wanneer men deze rostra oplost in zoutzuur blijft een geelbruine, bitumineuze massa over welke de eerder genoemde eiwitten bevat. Het rostrum bestaat, net



Drie verschillende rostrumtypen

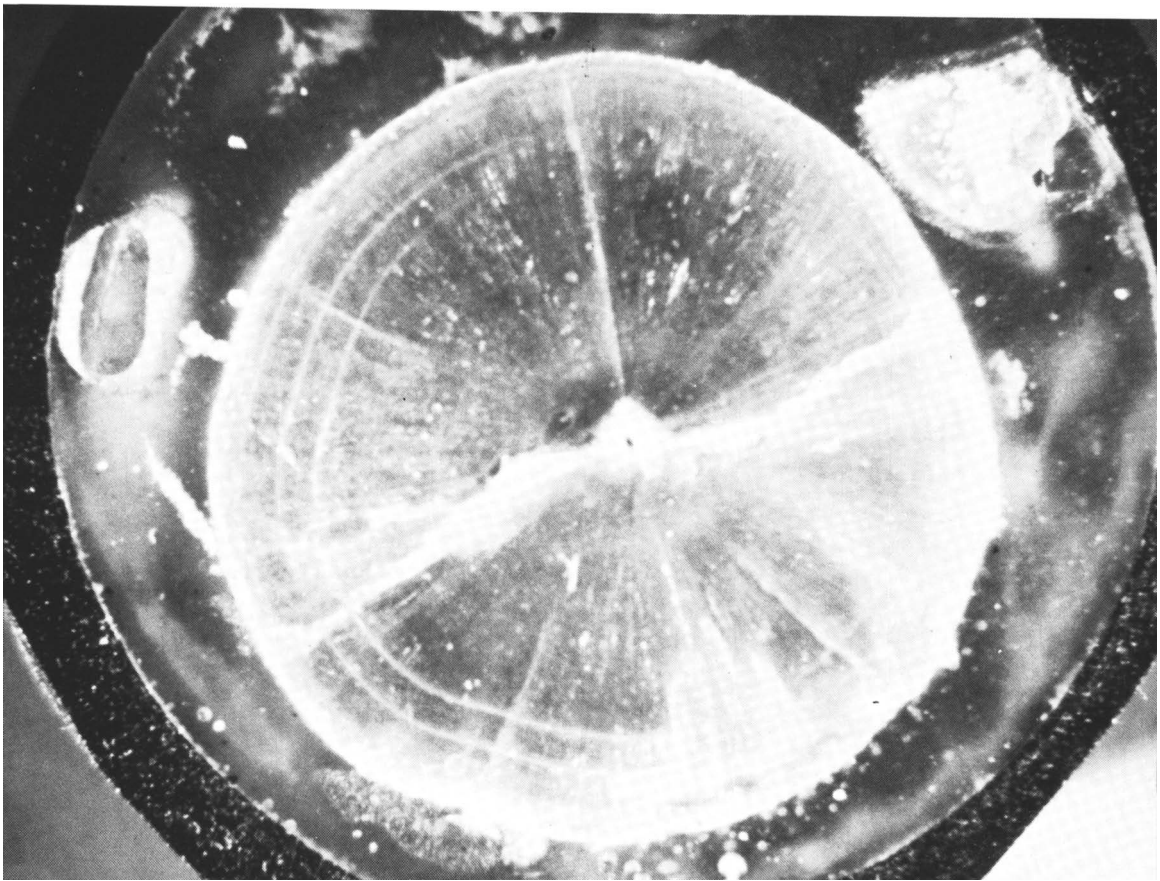
- a: Kegelform**
- b: Zylinderform**
- c: Keulenform**

Fig. 2: naar Schumann (1974)

zoals de rest van de schaal uit lagen die op elkaar zijn afgezet en wel zo dat de schaal aan de buitenkant is aangegroeid m.b.v. door het organisme geleverde kalk (origineel afkomstig uit het omringende oceaanwater). Dit in tegenstelling met bijv. oesters en brachiopoden waarbij de kalkafzetting aan de binnenkant heeft plaatsgevonden.

Het rostrum wordt verdeeld in rostrum cavum en rostrum solidum (zie fig. 4). In een dwarsdoorsnede door het rostrum solidum zouden, omdat de kalk steeds laagsgewijs is afgezet, in het gunstigste geval 100-200 groeilijnen zichtbaar moeten zijn. Deze manifesteren zich echter slechts als enkele duidelijk zichtbare lijnen. Dit wordt later in het verhaal nader toegelicht.

Foto 2: ingebed in Technovit 6,7 x



De afzonderlijke calcietrisma's staan altijd loodrecht op de groeilijnen, zoals in fig. 3 en 4 wordt aangeduid. (zie ook foto 4).

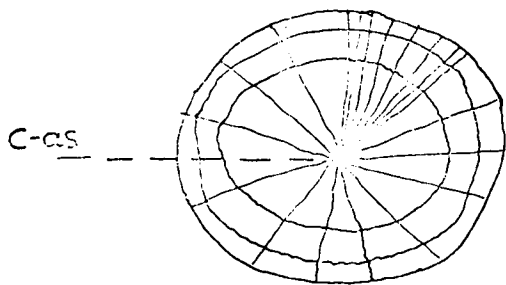
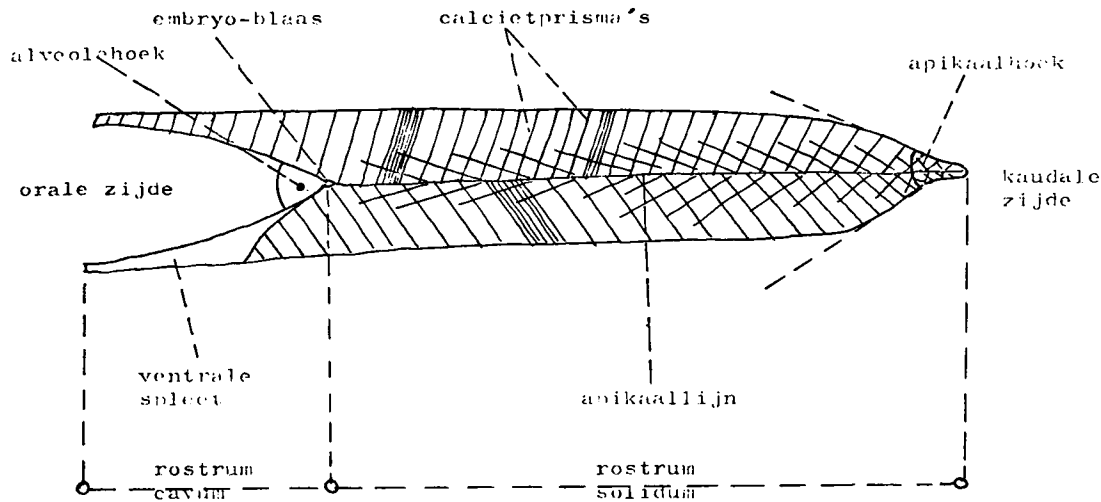


Fig. 3: dwarsdoorsnede

Foto 3



Fig. 4: (zie ook foto 4) laterale langsdoorsnede door het rostrum



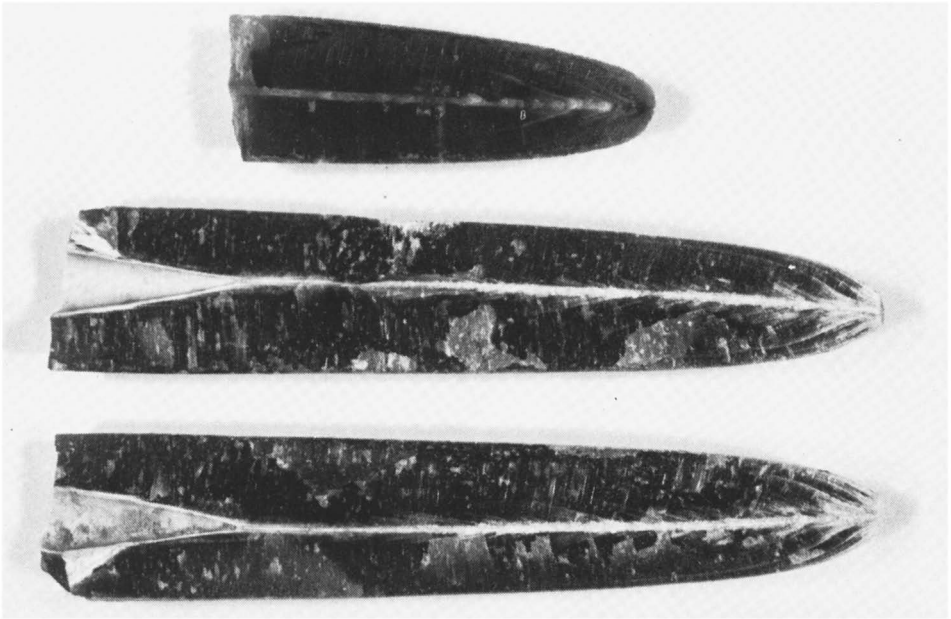


Foto 4

Over de in fig. 4 aangegeven zogenaamde apikaallijn bestaat in de literatuur nog veel discussie. Er zijn auteurs die de apikaallijn beschouwen als een rond buisje, een zogenaamd apikaalkanaal (MULLER 1951, HANAI 1953 e.a.).

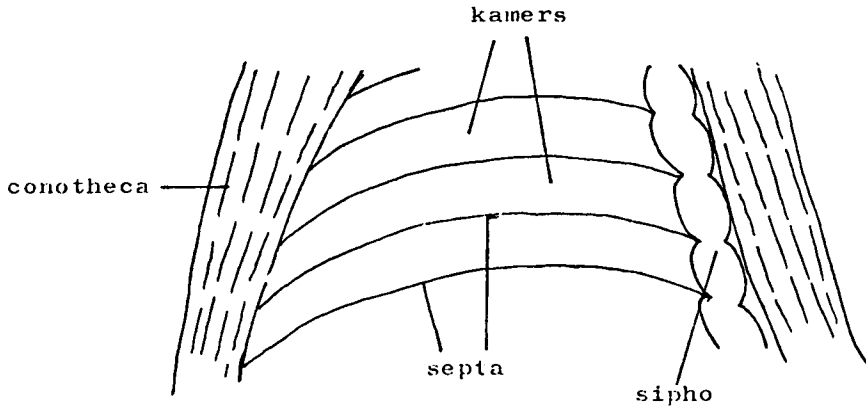
Volgens MULLER-STOLL (1936) is dit echter niet het geval, omdat het hier een volstrekt anorganische vorming betreft die haar ontstaan dankt aan bijzondere diagenese-omstandigheden. Bij deze lijn, die weliswaar door de groei kan zijn voorbereid treden na de diagenetische veranderingen de individuele calcietskristallen bij elkaar en vormen zo een inhomogene ruimte die zich draadvormig naar de top van de alveole uitstrekt, en die als sedimentatieplaats voor door chemische oplossingen binnengevoerde stoffen zeer geschikt is.

Ook SCHUMANN (1974) wijst het bestaan van een apikaalkanaal af omdat ook volgens hem de apikaallijn geen zelfstandig morfogenetisch element is doch slechts een optisch effect ten gevolge van de bouw van het rostrum. Zijn mening wordt gedeeld door SPAETH (1971) die aan de hand van slijpplaatjes aantoonde dat hier sprake is van een optisch effect ten gevolge van de radiale orientatie van de calcietskristallen. Een eventueel apikaalkanaal kan volgens hem slechts het gevolg zijn van korrosie ten gevolge van de verminderde stabiliteit van de aldaar aan elkaar grenzende calcietskristallen.

De Phragmoconus

De phragmoconus is functioneel identiek met het kamerstelsel van bijvoorbeeld Ammonieten. Ze bestaat uit een zwak gekromde kegel die door horlogeglasvormige wanden (Septa) in kamers (Cellae) wordt verdeeld. Door deze wanden en kamers loopt, dicht bij de wand van de phragmoconus een kanaal (sipho) waarvan de wand zo poreus is dat ze makkelijk gassen en vloeistoffen kan doorlaten, zodat de sipho alle kamers als het ware met elkaar verbindt (zie fig. 5). Door het veranderen van de gas- of vloeistofinhoud van deze kamers creëerde het dier steeds opnieuw een mechanisch moment waardoor het zich in alle richtingen kon voortbewegen.

Fig. 5: de siphowand is dermate poreus dat ze makkelijk gassen en vloeistof kon doorlaten.
(naar Mutvei 1964)



De tophoek van de phragmoconuskegel varieert voor de verschillende soorten belemnieten van 5 tot 30 graden. De door de kegel omsloten holte heet de alveole. Van de bovenkant van de phragmoconus loopt een spleet aan de ventrale zijde van het rostrum cavum. De lengte van deze spleet, die maximaal tot in de top van de phragmoconuskegel loopt is typisch voor de verschillende belemnietensoorten (zie fig. 4, 6 en 7).

Het Proöstracum

Het proöstracum is een verlenging van de phragmoconuswand. In de literatuur bestaat discussie over de vraag of deze proöstraci voor alle belemnietensoorten dorsaal dan wel ventraal zijn gelegen, hoewel de meeste auteurs zich voor een dorsaal proöstracum uitspreken.

ONTOGENESE DER BELEMNIETENSCHAAL (naar MULLER-STOLL 1936)

Bij de Mollusken kunnen naar hun soort twee groepen worden onderscheiden namelijk die met een uitwendige en die met een inwendige schaal, tot welke laatste de belemnieten behoren. Deze twee schaalsoorten verschillen in opbouw.

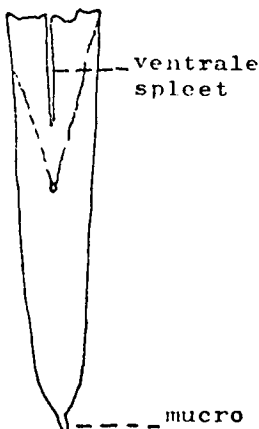


Fig. 6: ventraal aanzicht

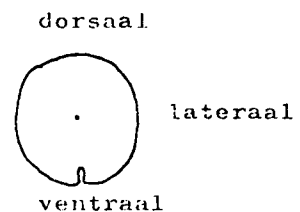


Fig. 7

Bij de Belemnoidae wordt de schaal in een gesloten schaalzak gevormd. Ieder gedeelte van deze schaal wordt gevormd uit een bepaald epitheelgebied van deze schaalzak. De schaal bestaat uit 3 gelaagde complexen die men in eerste instantie als volgt benoemt: rostrum - conotheca - phragmoconus.

De termen 'rostrum' en 'phragmoconus' zijn eerder toegelicht. 'Conotheca' is een veel gebruikte term voor de buitenste lagen van de phragmoconus, namelijk die welke de septa omhullen. Deze conotheca bestaat uit 3 lagen, n.l. van buiten naar binnen: stratum callosum - stratum album - stratum profundum.

Tengevolge van deze indeling in 3 laagjes wordt i.p.v. de term 'conotheca' ook wel de term 'Velamen Triplex' gebezigd.

De conotheca is een ouder groeistadium van het proöstracum.

De vroegste ontwikkeling, van bevruchting tot het bereiken van de horizontale zwempositie wordt in 3 stadia ingedeeld: A) het foetaalstadium - B) het eerste larvenstadium - C) het tweede larvenstadium.

A) Het foetaalstadium

Bij alle Mollusken met een inwendige schaal wordt deze schaal in een gesloten schaalzak gevormd. Het epitheel hiervan levert de eerste schaal kern, die uit anorganisch materiaal bestaat en die reeds laagsgewijs wordt opgestapeld, zodat reeds de foetaalschaal een fijne gelaagdheid vertoont.

Over de chemische processen bij de kalksekretie is nog weinig bekend. De schaal wordt door het dier aan de buitenkant verder opgebouwd, zodat de buitenste lagen de jongste zijn. BIEDERMANN (1914) neemt aan dat een kolloidaal sekreet het anorganisch materiaal in de vorm van calciumfosfaat bevat dat pas na de sekretie tot calciumcarbonaat wordt omgezet. LEVETZOW (1932) maakt het aannemelijk dat het CaCO_3 direkt als zodanig is afgezet. Het schijnt echter zeker te zijn dat het calcium in het organisme slechts als $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ kan worden opgeslagen.

B) Het eerste larvenstadium

In de verdere ontwikkeling treden plotselinge veranderingen op. Het orale deel van de foetaalschaal vertoont een verhoogde wasdom zodat een schildachtige lap ontstaat. Het sekretieprodukt van deze uitstulping is als een eerste vorm van het proöstracum te beschouwen. Tegelijkertijd moet het weke lichaam uit de foetaalschaal gekropen zijn. We spreken nu van een larvenschaal.

Vanaf het eerste moment dat een ronde uitstulping aan het buitenste schaalzakepitheel is te zien noemen we dit de embryo-blaas (zie fig. 4 en fig. 8).

Met het voortschrijden van de groei ontstaat het matrixepitheel van de stratum callosum. Tenslotte wordt de uitmonding van de schaal gesloten door een membraan, waaraan later de siphon ontstaan zal. Deze loopt dan vanaf de embryo-blaas waaraan ze met een voetachtige verwijding vastzit oraalwaarts en doorboort daarbij de verschillende septa.

Door aktivering van het schaalzakepitheel moet gedurende deze hele ontwikkeling het complete Velamen Triplex zijn ontstaan.

C) Het tweede larvenstadium

Belangrijk voor dit stadium is de aktivering van het matrixepitheel van de phragmoconus: het eerste septum ontstaat, dat t.o.v. de latere septa enkele bijzonderheden vertoont. Het onderscheidt zich door een asymmetrische opbouw. Ook de welving van dit eerste septum is sterker dan die van de daaropvolgende. Dit betekent een draaiing van de middelass van het eerste septum t.o.v. de middelass der larvenschaal. Het tweede septum, dat nu tegelijkertijd de eerste kamer levert

en ieder verder te bouwen septum draait zijn middelas steeds opnieuw een klein stukje dorsaalwaarts. Daardoor komt de aan iedere phragmoconus te bemerken kromming tot stand. Gedurende dit stadium moet het dier de dooierzak volledig geresorbeerd hebben: daarmee is het larvenstadium beëindigd. Het is niet met zekerheid te zeggen met welke stap in de schaalgroei de restresorptie samenvalt, maar waarschijnlijk gebeurt dit bij 10-15 kamers.

Aan het eind van dit tweede larvenstadium heeft het dier reeds de horizontale positie in het water ingenomen. Dit is als volgt te verklaren:

Horizontale zwem-positie

In het foetaalstadium leven de Cephalopoden planktonisch en hebben geen typische ruimtelijke orientatie in het water.

In het larvenstadium is deze orientatie echter zeer typisch: de larvenschaal staat vertikaal in het water en wel zo dat het door de dooier verzwaarde orale einde beneden ligt. Dit is waarschijnlijk het stadium dat het weke deel van het lichaam uit de foetaalschaal gekropen is, zoals eerder vermeld. Het is aanneembaar dat de geleedigde schaal met gas werd gevuld en zo een 'lanceermoment' voor het dier vormde. Deze, oorspronkelijk ongeveer in de lengte-as van het dier liggende primaire gaskamer wordt nu bij het ontstaan van de phragmoconus ventraalwaarts verplaatst en wel hierdoor omdat de middel-as van het eerste septum en de volgende septa zoals reeds eerder vermeld in een bepaalde, telkens zich vergrotende hoek t.o.v. de lengte-as van de embryoblaas staat. Daar tijdens het larvenstadium nog een verzwarende dooierzak aanwezig is zal dit lanceermoment en het gewicht van de gebouwde kamers nauwelijks van invloed zijn op de positie van het dier, dat dus nog vertikaal in het water ligt. Hierdoor wordt echter wel de overgang naar een horizontale stand voorbereid want er is op genoemde wijze een draaimoment geproduceerd. Dit kan echter pas zijn volledige uitwerking hebben wanneer het nog steeds aanwezige overgewicht (de dooier) geheel geresorbeerd is. Tegelijkertijd moet aan het kaudale einde een tegengewicht worden geproduceerd. Het gewicht van de in aanbouw zijnde phragmoconus is hiervoor niet toereikend. Dit is het stadium dat de postlarvale ontwikkeling begint. Het dier is in zijn horizontale zwempositie gekomen en het benodigde gewicht hiervoor wordt geleverd door het nu te bouwen rostrum.

Postlarvale ontwikkeling van de schaal

Zoals zojuist is uiteengezet wordt in dit stadium het rostrum gebouwd.

Het rostrum is gegroeid in een wisselvolging van anorganische en organische 'groeilamellen'. De anorganische lamellen, die in tegenstelling tot de organische transparant zijn en uit CaCO_3 bestaan worden als Laminae Pellucidae aangeduid. De organische lamellen, die fossiel vaak in de vorm van een bruinijzerbinding behouden zijn heten Laminae Obscurae. Deze werden door zeer dunne CaCO_3 -naalden doortrokken.

De ontwikkeling van het rostrum begint met de vorming van een in de literatuur genoemd 'frühes Jugendrostrum' (SPAETH 1971), dat uitgroeit tot een stadium dat als 'späteres Jugendrostrum' bekend staat. (zie fig. 8).

De dikte van de Laminae Pellucidae en de Laminae Obscurae is afhankelijk van de soort belemniet.

Zo is bij de soort 'Belemniten' de Lamina P. veel breder dan de Lamina O., zodat deze slechts als dunne organische huid de verschillende Laminae P. scheidt. Er bestaat echter ook een soort uit de Belemnoidae (namelijk Atractites) waar het omgekeerde het geval is, zodat het rostrum grotendeels uit organisch materiaal bestaat. Het eigenaardige fossilisatieverloop van Atractites is hiervan wellicht het resultaat: de fossiele rostra bestaan uit richtingloze korrelige calci-

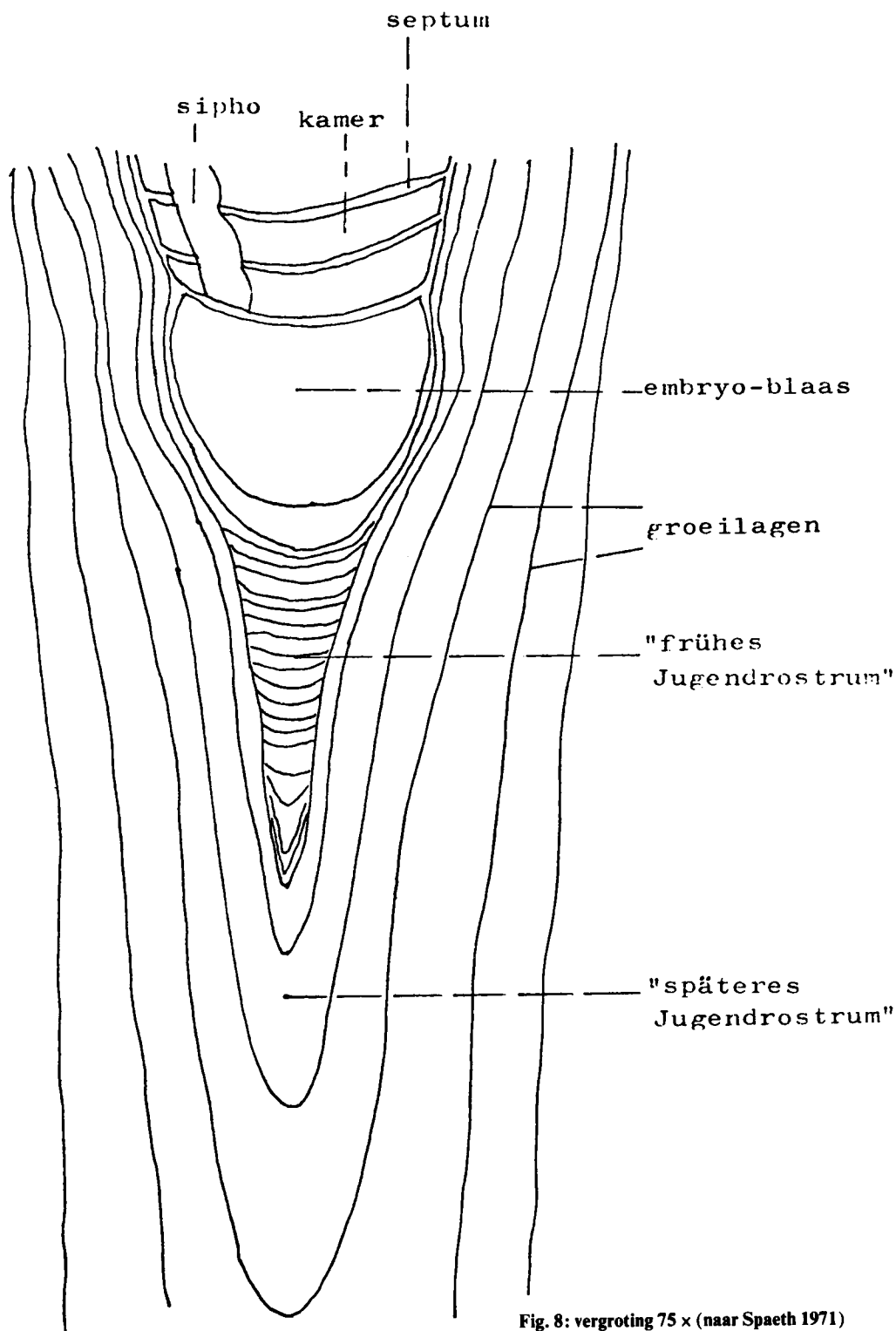


Fig. 8: vergroting 75 x (naar Spaeth 1971)

kristallen en in tegenstelling met Belemniten heeft Atractites geen radiale schaalopbouw.

De oorspronkelijke structuur van de Laminae P. der Belemniten is zonder twijfel zodanig dat individuele kleine, t.o.v. de groeilijnen loodrecht georiënteerde kristallen aan beide kanten door een Lamina O. begrensd waren.

Nu zijn volgens MULLER-STOLL (1936) de Laminae O. na de dood van de belemniet verwoest door allerlei diagenetische processen. Voor de Belemniten betekent dit dat de Laminae O. hun functie als scheidelag verloren. De individuele kleine CaCO_3 -kristalletjes werden nu plaatselijk tot grotere verenigd (rekristallisatie) in een preferente richting, namelijk van de apikaallijn naar het buitenoppervlak van het rostrum. Daarvoor spreekt volgens MULLER-STOLL ook het optreden van gekromde kristallen in de buurt van de apikaaldraad.

Dit is bij Atractites-rostra geheel anders. Hier zijn de Laminae O. zo dik dat een diagenetisch proces zoals beschreven voor de Belemniten vrijwel onmogelijk is. Tengevolge van de verstoring van het organisch materiaal moet bij de diagenese der Atractites-rostra zeer veel sekundaire CaCO_3 van buitenaf toegevoerd zijn. In specifieke gevallen kan men heel duidelijk zien hoe de oplossing der Laminae O. enerzijds en het binnendringende sekundaire materiaal anderzijds met elkaar in evenwicht zijn. In de door rests substantie aan organisch materiaal nog grijs schijnende delen is nog duidelijk de transparante Laminae P. te zien. Daar de ruimte die prediagenetisch door de Laminae O. werd ingenomen een faktor groter is dan die der Laminae P. is het waarschijnlijk dat de individuele kristalletten der Laminae P. met die in de Laminae O. ontstane sekundaire CaCO_3 -kristallen verweven worden. Daarom is het Atractites-rostrum volgens MULLER-STOLL postdiagenetisch richtingloos korrelig.

Een verdere discussie over mogelijke diagenetische invloeden volgt later in dit verhaal.

Op het fossiele rostrumoppervlak bevinden zich verder nog enkele bijzonderheden in de vorm van indrukken, zoals de grove bloedvatindrukken. De belangrijkste onregelmatigheid vormt de dubbele indruk aan een der zijanten van het rostrum. Zeer veelvuldig zijn de indrukken aan het kaudale einde, in de buurt van de mucro (zie fig. 1).

Bij veel Belemnoidae-soorten heeft verder een kaudale verlenging van het rostrum plaatsgevonden, zodat een soort tweede rostrum op het gewone rostrum is aangegroeid. Dit heet dan het epirostrum. Het is op dezelfde manier lamellair opgebouwd als het rostrum zelf, doch het is meestal 3 tot 4 keer zo lang (zelfs in bepaalde gevallen tot 30 keer!) De direkt op het rostrum zittende lagen van het epirostrum zijn vaak zeer donker van kleur. Als aanvangsstadium voor de groei hiervan treedt meestal een kleine spits op, die te vergelijken is met het 'frühes Jugendrostrum'.

Bij de Belemniten uit het Boven-Krijt treden geen epirostra op.

DIAGENESE (Het geheel van processen waaraan het rostrum onderhevig is na de dood van de belemniet)

Aragoniet/calciëet

De fossiele rostra bestaan vrijwel allemaal uit calciëet, dat in een dwarsdoorsnede radiaal is georiënteerd, zoals eerder beschreven. Tot nu toe bestaat er echter geen eenduidig bewijs voor de veronderstelling dat het CaCO_3 bij de rostrumgroei in de vorm van calciëet is afgezet. Uit zuivere oplossingen van CaCO_3 scheidt zich namelijk alleen calciëet af beneden een temperatuur van 29°C . Boven deze temperatuur scheidt het carbonaat zich af als aragoniet. In een oplossing voor-

handen zijnde calciеткиemen leiden echter ook boven 29°C tot calcietafzetting. Magnesiumzouten, bijvoorbeeld in zeewater opgelost leiden omgekeerd tot aragonietuitscheiding beneden 29°C. Daar aragoniet echter thermodynamisch instabiel is, wordt als aragoniet afgescheiden sediment omgezet in het stabiele calciет.

Zo vindt SPAETH (1971) bij geëtste dunne plaatjes van schaalsubstantie uit het grensbereik proostracum/rostrum cavum van een bepaald soort belemniet een structuur bestaande uit talrijke begrensde prismatische groeilagen (zie fig. 9). Het CaCO_3 treedt hier echter op als aragoniet, zoals middels een Guinieranalyse (röntgendiffractie) werd aangetoond. Een dergelijke structuur, bestaande uit aragoniet zou (SPAETH 1971) ook voorstelbaar zijn als een primaire rostrumstructuur. Bij de daaropvolgende diagenetische overgang van aragoniet in calciет zou dan een volumetoename van 8,4 % opgetreden zijn (aragoniet heeft een hoger specifiek gewicht dan calciет) die mogelijkwerijs de diagenetische verdichting van de eerst poreuze loskorrelige structuur heeft beïnvloed (SPAETH).

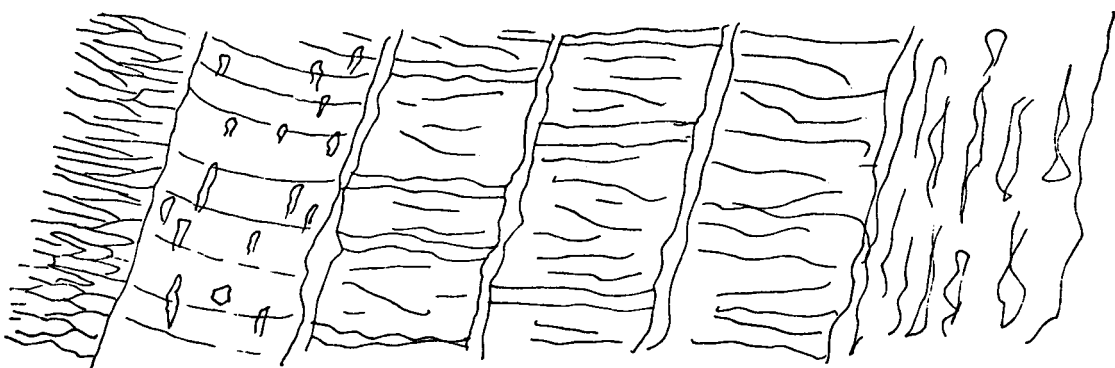


Fig. 9: naar Spaeth (1971)

Als een verdere aanwijzing dat er eerst aragoniet aanwezig was dat naderhand is omgezet in het dichte calciет noemt SPAETH(1971) het optreden van een breuk, die vanaf de ventrale spleet (zie fig. 6) het hele rostrum in zijn lengterichting doorloopt. Deze breuk maakt een makkelijke dorso-ventrale splijting van het rostrum mogelijk. In het bereik van deze breuk zijn de gespleten vlakken meestal geheel vlak, wat op de scheef op elkaar lopende calciетprisma's aan beide kanten van de spleet berust. Vaak verloopt deze breuk buiten het bereik van de alveole niet dorso-ventraal maar meer of minder gebogen lateraal, of ze wordt in meerdere breukjes opgedeeld. Dit feit kan als bewijs daarvoor worden aangewend dat in het rostrum post-mortale spanningen optreden, die deze verschijnselen ten gevolge hebben. Deze spanningen kunnen het gevolg zijn van een omzetting van het mogelijk primair als aragoniet uitgescheiden CaCO_3 in calciет. De volumetoename van 8,4 % hierbij moet bij de ventrale spleet, waar de kristallieten der beide rostrumhelften met een hoek van 50-60 graden op elkaar staan het sterkst optreden.

In een bespreking over fossielen waarvan bepaalde schaaldelen niet meer aanwezig zijn merkt VOIGT (1964) op dat men hier zeer waarschijnlijk te maken heeft met het niet behouden van aragonietschalen in zeer bepaalde horizonten van het Boven-Krijt. In sommige andere horizonten is tenminste nog een afdruk van de aragonietschaal bewaard gebleven. Het bewijs ervoor dat bij andere kalkschali-

gen de bovenste, uit aragoniet bestaande laag reeds op de zeebodem, dus vroeg-diagenetisch is opgelost wordt geleverd door allerlei sessiele diertjes zoals Bryozoa die men direkt op de calcietschaal aantreft. Voorts is ook bewezen dat de aragonietschaal niet onder het vastgehechte organisme kan zijn opgelost. Het evenwicht aragoniet-calciet is voor de genoemde horizonten nog niet opgehelderd. Bekend is wel dat de aragonietfase kan worden gestabiliseerd door aanwezigheid van zekere organische makromolekulen.

Rekristallisatie

Het spreekt vanzelf dat mogelijke diagenetische veranderingen van het gesedimenteerde rostrum van invloed zijn op de betrouwbaarheid van middels deze rostra vastgestelde paleotemperaturen.

Paleotemperatuur-waarden verkregen uit de kalk van fossiele oesters e.d. zijn in het algemeen hoger dan die gevonden d.m.v. belemnietenrostra. De eerstgenoemde waarden liggen zelfs zo hoog dat ze als 'onzinnig' moeten worden beschouwd. Daarom wordt bij deze bepalingen aan rostra van belemnieten voorrang verleend. Dit komt, aldus VOIGT (1964) omdat zoals bekend een eventuele diagenetische verandering van het calciet de oorspronkelijke isotopenverhouding veranderen moet en een poreuze schaalstructuur dergelijke veranderingen eerder vertoont dan een dichte. De dichte rostrumstructuur is tegen dergelijke processen goed beschermd zodat paleotemperaturen hieruit verkregen betrouwbaarder zijn dan andere.

Maar, aldus VOIGT zelfs deze waarden blijven tot op zekere hoogte hypothetisch. Volgens hem is het aanwezige calciet postmortaal geheel of gedeeltelijk gerekristalliseerd. Dit wordt volgens hem aangetoond door het feit dat men in de meeste gevallen niet meer de afzonderlijke groeilijnen kan zien, doch slechts enkele bredere lijnen aan de buitenwand van het rostrum. Dit geldt in mindere mate voor de groeilijnen in de buurt van het apikaalkanaal (of apikaallijn), die namelijk meestal nog zijn te herkennen.

De verstoring van de primaire fijnstructuur in de buitenste regionen van het rostrum zijn volgens VOIGT ook onmogelijk te verklaren uit een verdringing door kwarts, omdat de groeistrepen ook in het niet door kwarts verdrongen gebied vrijwel geheel zijn verdwenen.

Een eventuele rekristallisatie van het aanwezige calciet (zoals reeds eerder beschreven voor Belemniten en Atractites) schijnt al vroeg te zijn opgetreden zoals een onderzoek naar algen en andere boordiertjes, die zeer vaak in dergelijke fossielen aangetroffen worden doet vermoeden.

Sekundaire calciet

Een verdere mogelijke verandering kan plaats vinden door het binnendringen van van buitenaf aangevoerde calciet.

Zo vond LONGINELLI (1969) bij een onderzoek naar zuurstofisotopen ter bepaling van paleotemperaturen enkele meetwaarden die er op wezen dat er een isotopen-uitwisseling met het omringende grondwater had plaatsgevonden. Bij andere diskontinuiteiten in de meetgegevens vermoedt hij een oorzaak in diagenetische processen waarvan vooral een opvulling van fijne rostrumoppervlakteschertjes met sekundaire calciet waarschijnlijk is.

Met behulp van een rasterlektronenmikroskoop gemaakte opnamen van geëtste rostra (1400 × vergroot) tonen (SPAETH 1971) duidelijk de Laminae Obscurae die in verhouding tot de sterker aangeëtste loodrecht hierop staande lagen der Laminae Pellucidae een massief aanzien tonen. (zie fig. 10).

Omdat volgens MULLER-STOLL (1936) de Laminae Obscurae bij de diagenese wor-

den verstoord, moet volgens SPAETH de meer kompakte bouw van deze lagen als sekundair worden beschouwd.

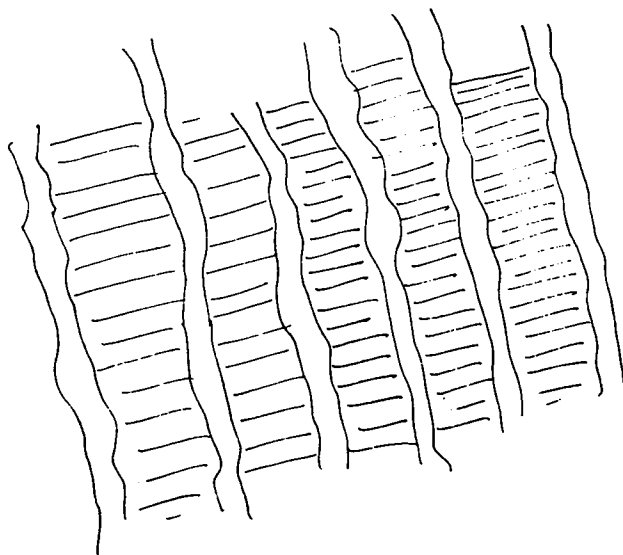


Fig. 10: naar Spaeth (1971)

SPAETH, VETTER en HOEFS (1971) wijzen op de mogelijkheid van een oorspronkelijke aragonietstructuur voor het gehele rostrum, zoals eerder beschreven. Volgens deze auteurs zijn van belemnieten uit het Boven-Krijt geen fossiele phragmoconi gevonden. In het algemeen hebben deze rostra, vooral die uit de typische kalksedimenten een tamelijk inhomogene conservering van hun rostrale calciet. Deze rostra laten een zone zien van 1 - 3 millimeter dikte in hun buitenste lagen die lichter, soms wit van kleur is. Sommige rostra laten (vooral in het adonale deel van het rostrum cavum) smalle spleten zien die met sekundaire calciet zijn opgevuld.

Over de verschillende mogelijke diagenetische processen is een hele uitgebreide discussie in de literatuur voorhanden. Het is vooral het belang voor de paleoklimatologie dat deze discussies belangrijk en interessant maakt.

ROSTRUMFUNKTIE : NIEUWE IDEEËN

We hebben eerder gezien dat het rostrum de functie had om als kompensator te dienen voor de door de met gasen gevulde phragmoconus veroorzaakte opwaartse kracht en voor het bereiken van de horizontale zwempositie. Verder heeft het rostrum waarschijnlijk een beschermende functie gehad.

Nu bericht SPAETH (1971) over opvallende struktuurelementen in belemnieten-rostra: radiaal van binnen naar buiten verlopende staafvormige elementen met steeds iets toenemende diameter. Ze ontspringen in de binnenste rostraallagen. Ze verlopen niet geheel loodrecht op de rostrale lengte-as. Ze vertonen een opvallende uitwendige segmentering, die doet denken aan de knoopvormige verdikkingen op een bamboebuis. Deze verdikkingen liggen altijd op de grens tussen twee rostrumlagen. Naast deze scherprandige 'knopen' zijn er ook te zien met een afgeronde omtrek. (zie foto 5-6). Deze kanaaltjes zijn goed zichtbaar te maken door middel van het maken van opnamen m.b.v. het rasterelektronen-mikroskoop van geëtste preparaten.

Het vermoeden rijst nu (SPAETH) dat ook het rostrum, net als de schelp van de

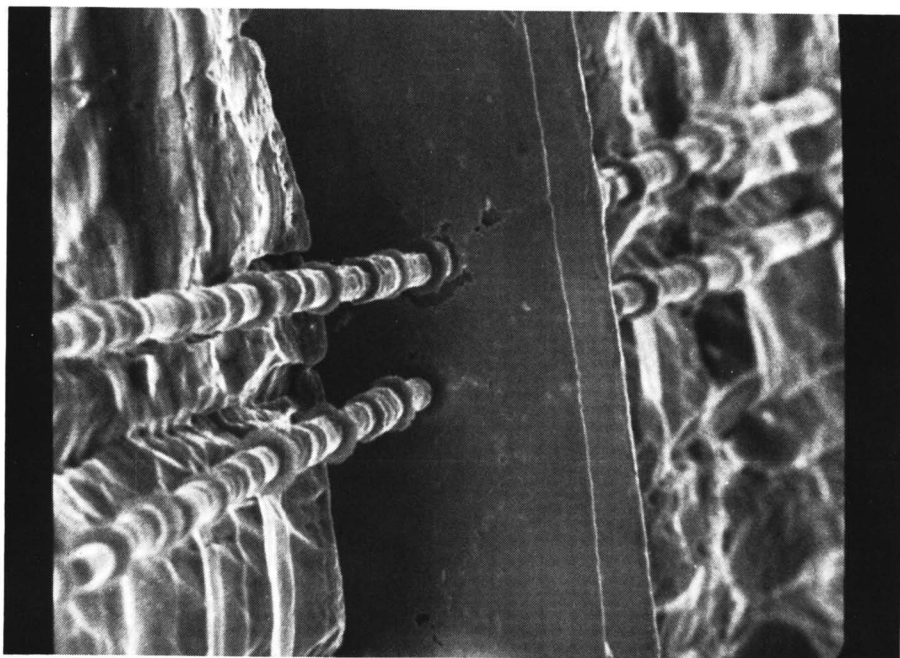
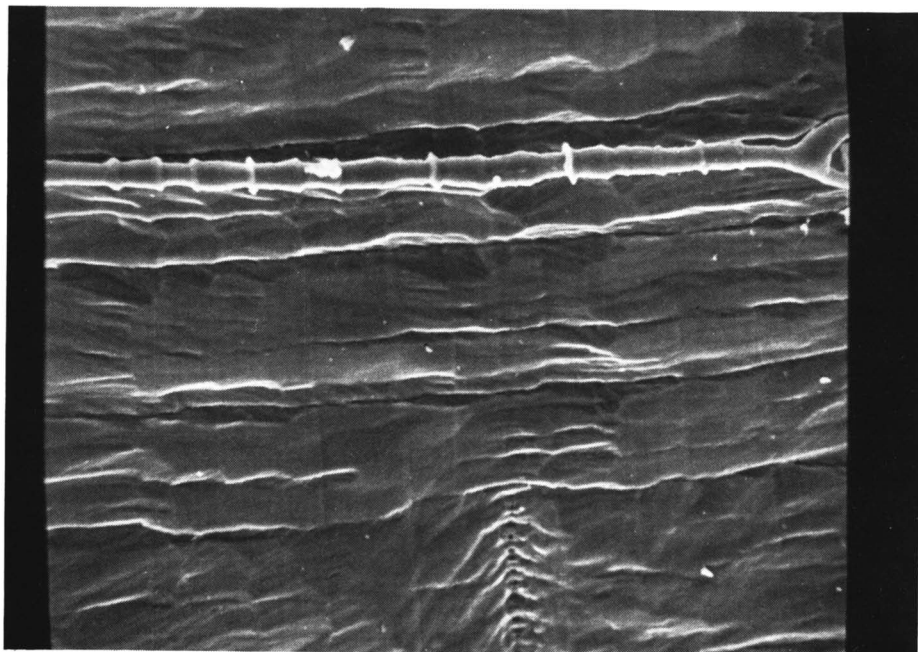


Foto 5: Raster-elektronenmikroscoop, vergroting $\pm 3500 \times$

Foto 6: Raster-elektronenmikroscoop, vergroting $\pm 3150 \times$



tegenwoordige inktvissen een primair poreus, gekompliceerd hydrostatisch orgaan was, dat zeker niet als tegengewicht diende voor de met gas gevulde kamers van de phragmoconus. Veel eerder voorstelbaar is dat de in de primaire structuur aanwezige holle ruimten der rostrumlamellen eveneens in staat waren, door varieerbare gehalten aan gassen of lichaamsvloeistoffen aan een verandering van het specifieke gewicht mee te werken. Zo zouden de beschreven buisjes de functie van radiale verbindingskanalen tussen de primaire rostrumlamellen en een (mogelijkerwijs in het mantelepitheel gevormd) sekretieweefsel gehad kunnen hebben.

Op een later tijdstip vermeldt SPAETH (1973) dat de bedoelde buisjes vertakt en met bepaalde gedeelten van de rostrumlamellen gedeeltelijk verweven kunnen zijn. Deze (na etsing vrijgemaakte) buisjes die zoals gezegd radiaal verlopen, doorlopen de dichte calcietskristallen zelf, dus gaan niet langs de afzonderlijke korrelgrenzen.

SPAETH maakt ook gewag van andere buisvormige elementen die echter zeer waarschijnlijk het gevolg zijn van boororganismen.

Om de mogelijkheid van een rostrumfunctie als kompensator in de eerder beschreven zin toch te kunnen overwegen heeft SPAETH verdere experimenten gedaan:

De phragmoconus is, zoals bekend minstens 2 - 3 keer zo lang geweest als het rostrum solidum. Wat betreft de grootte en de exakte vorm van het weke gedeelte van het dier, hierover is tot nu toe geen sluitend beeld te geven door het gebrek aan goed fossiel materiaal.

Belemnieten zijn horizontale zwemmers, waarbij, net als bij recente soortgenoten het lichaam zodanig gebouwd is geweest dat bij het zwemmen en het achtervolgen van de buit slechts minimale energieverliezen zijn opgetreden. De principiële opvatting dat belemnieten horizontaal hebben gezwommen en gerust, berust op een interpretatie van het rostrum als een tegengewicht dat de opwaartse kkracht van de phragmoconus kompenseerde. Zonder dit rostrum zou het dier een vertikale positie in het water hebben ingenomen, hetgeen uiteraard in het lage water waarin de belemnieten leefden een ongunstige toestand zou zijn geweest. (WESTERMANN 1974).

Schijnbaar begint de vorming van het rostrum pas na het aanwezig zijn van ongeveer 15 phragmoconuskamers (SPAETH, SCHUMANN). Deze aanname berust op het feit dat op de eerste 16 septa bij bepaalde bekende belemnietensoorten carbonatische afzettingen (cameral deposits) optreden. Dit is dan wellicht een eerste kalkafzetting geweest ter stabilisering van de horizontale zwemstand. Nadat het rostrum zich begint af te zetten (er is gewoon meer gewicht nodig dan de 'cameral deposits' kunnen leveren) houden de afzettingen op de septa op.

De rostra zoals wij ze fossiel vinden zijn echter voor een kompensatiefunctie zoals beschreven veel te zwaar (er zijn rostra bekend van enkele kilo's gewicht).

Men kan zich, aldus SPAETH afvragen of het rostrum primair lichter, mogelijkerwijs zelfs sterk poreus is geweest.

Experimenten waarbij de door belemnieten ingenomen situatie werd nagebootst laten zien dat zo'n rostrum veel beter als kompensator kan optreden als het zeker 20 % poreuzer zou zijn dan de fossiele vorm die wij vinden. Als dit zo is, wordt de aanname van cementering door sekundaire calcietskristallen bekrachtigd.

Het is duidelijk dat nog veel onderzoek noodzakelijk is om dit ingewikkelde systeem van mogelijke diagenetische processen te ontrafelen. Auteur is momenteel bezig met een onderzoek naar verkieselingsverschijnselen bij belemnieten-rostra dat wellicht ertoe bijdraagt het probleem dichter bij een eenduidige oplossing te brengen.

De foto's 1 t/m 4 zijn van het Lab. voor Fysische Chemie van de T.H. te Eindhoven (ing. L. J. Horbach)

De foto's 5 en 6 werden vriendelijk ter beschikking gesteld door de maker, dr Chr. Spaeth van het Geol.-Paläont. Institut der Universität Hamburg.

Noot

In een zeer onlangs gekregen brief van dr Spaeth wijst hij op de principiële vraag of de door hem aangeduide staafvormige kanaaltjes in de belemnietenrostra werkelijk primair tot het rostrum behoren. Er schijnen, volgens dr Spaeth ondertussen enkele redenen te zijn opgedoken voor de aanname dat men hier met boorgaten van bepaalde schimmels te maken heeft. De segmentering van de kanaaltjes op de plaats waar de Laminae Obscurae zitten zou dan het gevolg kunnen zijn van het grotere aanbod aan voedsel in deze organische lamellen. Een en ander is, zoals uit het verhaal moge blijken nog niet met zekerheid te omschrijven.

- 760218 -

LITERATUUR

- ANDREWS, K. W. (1950): An X-ray examination of a sample of pure calcite and of solid-solution effects in some natural calcites.- *Miner. Mag.*, **29**, 85-99.
- BARSKOW, J. S. (1973): Mikrostruktur der Skelettschichten von Sepia und Spirula und Vergleich derselben mit den Schalenschichten anderer Mollusken.- *Paleont. Journ.*, **3**, 3-13, Moskau.
- CHRISTENSEN, W. K. (1971): Belemnitella propinqua propinqua (Moberg 1885) from Scandinavia.- *Bull. Geol. Soc.*, **20**, 369-384, Copenhagen.
- CHRISTENSEN, W. K. (1975): Upper Cretaceous Belemnites from the Kristianstad area in Scania.- *Fossils and Strata*, nr. 7., Oslo.
- CHRISTENSEN, W. K. (1975): Designation of lectotypes for Goniotheutis westfalica granulata and G. Granulata quadrata.- *Paläont. Z.*, **49**, 1/2, 126-134, Stuttgart.
- ERNST, G. (1964): Ontogenie, Phylogenie und Statigraphie der Belemnitengattung Goniotheutis Bayle aus dem nordwestdeutschen Santon/Campan.- *Fortschr. Geol. Rheinld. u. Westf.*, **7**, 113-174, Krefeld.
- HANAI, T. (1953): Lower Cretaceous Belemnites from Miyako District Japan.- *Jap. Journ. of Geol. and Geogr.*, **23**, 63-79, Tokyo.
- JONG DE, E. W., WESTBROEK, P., c.s. (1974): Preservering van antigene eigenschappen van makromolekulen gedurende 70 miljoen jaar.- *Chemisch Weekblad*, 36, september.
- LONGINELLI, A. (1969): Oxygen-18 variations in belemnite guards.- *Earth and Planetary Sci. Letters*, **7**, 209-212.
- MUELLER, A. H. (1960): Lehrbuch der Paläozoologie, Band II, Invertebraten, teil 2 (Mollusca).
- MUELLER-STOLL, H. (1936): Beiträge zur Anatomie der Belemnoidae.- *Nov. Act. Leopoldina*, N.F. **4**, 20, 157-226.
- NISSEN, H. U. (1963): Röntgengefüge am Kalzit von Echinodermenskeletten.- *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.* **117**, 230-234.
- SCHMID, F. (1965): Actinocamax plenus (Blainville), ein seltener Belemniten-Fund im Rotpläner (Oberkreide, Niedersachsen).- *Geol. Jb.*, **83**, 517-532, Hannover.
- SCHUMANN, H. O. (1974): Die Belemniten des norddeutschen Lias gamma.- *Geol. Jb.*, **A12**, Hannover.
- SPAETH, CHR., HOEFS, J., VETTER, U. (1971): Some aspects of isotopic composition of belemnites and related 'paleotemperatures'.- *Geol. Soc. America Bull.*, **82**, 3139-3150, Boulder Co./U.S.A.
- SPAETH, CHR. (1971a): Untersuchungen an Belemniten des Formenkreises um Neohibolites minimus (Miller 1826) aus dem Mittel- und Ober-Alb Nordwestdeutschlands.- *Beih. Geol. Jb.*, **100**, Hannover.
- SPAETH, CHR. (1971b): Aragonitische und calcitische Primärstrukturen im Schalenbau eines Belemniten aus der Englischen Unterkreide.- *Paläont. Z.*, **45**, 1/2, 33-39, Stuttgart.
- SPAETH, CHR. (1973): Weitere Untersuchungen der Primär- und Fremdstrukturen in calcitischen und aragonitischen Schalenlagen Englischer Unterkreide-Belemniten.- *Paläont. Z.*, **47**, 3/4, 163-174; Stuttgart.
- SPAETH, CHR. (1975): Zur Frage der Schwimmverhältnisse bei Belemniten in Abhängigkeit vom Primärgefüge der Hartteile.- *Paläont. Z.*, **49**, 3, 321-331, Stuttgart.
- VEIZER, J. (1974): Chemical diagenesis of belemnite-shells and possible consequences for paleotemperature determinations.- *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **147**, 1, 91-111, Stuttgart.
- VETTER, U. (1968): Röntgenographische Gefügeuntersuchungen am Calcit einiger Belemnitenrostren.- *N. Jb. Miner. Abh.*, **109**, 3, 274-288, Stuttgart.
- VLERK VAN DER, KUENEN. (1967): Logboek der Aarde, Hilversum.
- VOIGT, E. (1964): Zur Temperatur-Kurve der Oberen Kreide in Europa.- *Geol. Rundschau*, band 270-317, Stuttgart.
- ZITTEL, K. A. (1921): Grundzüge der Paläontologie (Paläozoologie).- Teil I, abt. Invertebrata, 582-5