

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/226551171>

Microstructures des Céphalopodes. IV Le «rostre» de *Belosepia* (Dibranchiata)

Article in *Paläontologische Zeitschrift* · June 1984

DOI: 10.1007/BF02990330

CITATIONS

16

READS

98

1 author:



Yannicke Dauphin

Muséum National d'Histoire Naturelle

389 PUBLICATIONS 6,918 CITATIONS

SEE PROFILE

Some of the authors of this publication are also working on these related projects:



Special issue in "Minerals" [View project](#)



Taphonomy - biomineralization [View project](#)

Microstructures des Céphalopodes. IV Le «rostre» de *Belosepia* (Dibranchiata)

YANNICKE DAUPHIN, Paris*

Avec 6 figures dans le texte

Kurzfassung: Das »Rostrum« von *Belosepia* besteht aus aragonitischen prismatischen Schichten, die im zentralen Teil regelmäßig konzentrisch, im äußeren Teil als radiale Sektoren angeordnet sind. Ein grundsätzlicher Unterschied zur Struktur der Belemniten bzw. der Sepiiden ist nicht zu erkennen.

Abstract: "Rostrum" of *Belosepia* is built of aragonitic prismatic layers, which are regularly concentric in the central part and arranged in radial sectors in the outer part. No fundamental difference in composition and structure of rostra of the Belemnitidae or Sepiidae can be noted.

Résumé: Le «rostre» de *Belosepia* est composé par des couches prismatiques aragonitiques, régulièrement concentriques dans la partie centrale, réparties en secteurs radiaires dans la partie périphérique. Aucune différence fondamentale avec la structure de Bélemnitidés ou de Sépiidés ne peut être relevée.

Introduction

La revue de la littérature parue depuis quelques dizaines d'années sur les Céphalopodes montre que, malgré l'abondance des titres, rares sont les publications consacrées aux groupes du Tertiaire. Certes, par rapport à la variété et à la profusion des Céphalopodes au Paléozoïque et au Mésozoïque, les formes du Cénozoïque semblent rares et peu variées. Cependant, elles sont remarquables par deux points.

Tout d'abord, elles ont assuré le maintien et le développement de cette classe des Céphalopodes jusqu'à l'époque actuelle, elle aussi très riche en genres et en espèces. D'autre part, cette période montre, en ce qui concerne les Coléoides ou Dibranchiaux, un phénomène tout à fait remarquable et considéré comme unique dans l'histoire de la classe: la réduction, puis la disparition de la coquille carbonatée. L'ampleur en est telle que de nos jours, seuls deux genres (*Sepia* et *Spirula*) élaborent encore un test minéralisé. Le remplacement de la coquille carbonatée par une structure organique permet également d'expliquer l'apparente rareté et pauvreté des fossiles du Tertiaire.

Néanmoins, malgré l'existence de cet épisode semblait-il unique dans l'évolution du taxon, les groupes du Tertiaire sont peu étudiés et leurs liens phylogénétiques avec ceux du Secondaire restent mal connus. La grande variabilité morphologique de leur coquille a donné lieu à des interprétations contradictoires, se traduisant par la diversité des lignées évolutives proposées. Ces interprétations phylétiques étaient elles mêmes basées sur la reconnaissance d'éven-

* Adresse de l'auteur: YANNICKE DAUPHIN, Laboratoire de paléontologie des vertébrés et paléontologie humaine, T 25 E 3, Université Paris 6, 4 place Jussieu, 75230 Paris et ERA 765 du CNRS.

tuelles homologues pouvant exister entre le test des bélemnites (du Jurassique et du Crétacé surtout), et celui des formes du Cénozoïque.

Mais si les données sur les Céphalopodes Dibranchiaux du Tertiaire ne se sont pratiquement pas accrues lors de ces dernières années, il n'en est pas de même en ce qui concerne les deux points fondamentaux évoqués ci-dessus: la réduction de la coquille, les bases de la phylogénie.

La réduction du test: un phénomène unique?

La réduction du test au cours du Tertiaire s'effectue selon deux processus non exclusifs: la diminution de taille du rostre, accompagnée ou non de la disparition du composant carbonaté.

A la lumière de découvertes récentes, on peut cependant se demander si ce phénomène, décrit comme unique, est réellement une tendance caractéristique des espèces de cette époque. Certes, des formes dont le test était peu développé, et peu ou pas minéralisé, sont connues depuis longtemps en dehors du Tertiaire (ex: Chitinoteuthididae du Jurassique, avec un rostre entièrement organique), mais elles ont toujours été considérées comme des exceptions non significatives du point de vue évolutif. En réalité, il semble bien que des coquilles présentant au moins l'un des deux caractères cités existent dès le Paléozoïque, et ce, dans les différents ordres des Coléoides. Ainsi, BANDEL et al. (1983) ont décrit des Aulacocera du Dévonien inférieur (*Protoaulacoceras*) et des Palaeoteuthomorpha, dont le rostre était entièrement organique avec en outre, pour le second groupe, une importante réduction de la partie cloisonnée. Au Trias supérieur et au Lias, des Teuthida possèdent une coquille faiblement calcifiée (REITNER 1978; REITNER & ENGESER 1981). Dès le Permien, des représentants de ce même ordre sont connus avec un test peu minéralisé (GORDON 1971). Dans l'ensemble, les Bélemniteuthidés montrent un rostre peu développé et faiblement minéralisé (ex: *Chitinobelus* ENGESER & REITNER 1981).

Ces quelques exemples ne sont pas limitatifs; ils tendent simplement à prouver que si tendance à la réduction de la coquille il y a:

- elle n'est pas récente, et de toute façon, n'est pas caractéristique du Tertiaire;
- elle n'est pas restreinte aux Sepiida.

Les bases de la phylogénie

Les diverses propositions de phylogénie des Coléoides (cf. chapitre suivant pour le détail des formes examinées), reposent essentiellement sur les différences morphologiques des coquilles, notamment sur les importances relatives du phragmocône et du rostre, sur la nature et l'origine du rostre (est-il apparu une ou plusieurs fois?); se sont ensuite ajoutées quelques informations minéralogiques et microstructurales (JELETZKY 1966). Ainsi, tous les auteurs admettant que les rostres sont homologues considèrent que les Belemnitida et les Sepiida ont une parenté directe.

Quelles que soient les opinions présentées, toutes reposent sur un postulat implicitement admis: le rostre est un élément supplémentaire par rapport à la coquille habituelle des Céphalopodes, c'est à dire la partie cloisonnée.

Or, des analyses minéralogiques et microstructurales effectuées sur des spécimens fossiles dont l'état de conservation a été vérifié, et des échantillons actuels, permettent de remettre en cause cette «définition» du rostre. En effet, la comparaison de la structure des coquilles «normales», de type nautilus ou ammonite, et de celles des Dibranchiaux montre que (DAUPHIN 1983):

- toutes ces coquilles ont une paroi externe composée de trois couches, dont les épaisseurs relatives sont variables, mais pas la disposition: une prismatique externe, une médiane nacréée et une prismatique interne;

– le rostre des Dibranchiaux n'est que la couche prismatique externe de la paroi externe, ayant subi une hypertrophie. Dans l'état actuel de nos connaissances, rien dans l'embryologie, les modalités de sécrétion, la minéralogie ou les microstructures, ne permet de démontrer le contraire.

Ainsi, la notion de rostre en tant qu'élément supplémentaire ne semble pas devoir être conservée, ce qui modifie profondément les arguments phylétiques que l'on en déduisait traditionnellement. De plus, une telle interprétation n'est pas dépourvue de conséquences sur le point précédemment envisagé: la réduction de la coquille, qui perd ainsi de son importance.

Dans ces conditions, un nouvel examen des Dibranchiaux du Tertiaire s'impose et ce, d'autant plus que l'analyse de leurs caractéristiques minéralogiques et microstructurales n'a jamais été réellement entreprise.

Parmi les nombreux maillons intermédiaires entre les bélemnites s. l. et les Sepiida actuels (dont la coquille est minéralisée), le genre *Belosepia* réunit deux conditions indispensables. En premier lieu, sa situation dans les lignées morphologiques et évolutives des coléoides a suscité des interprétations divergentes. Second point à souligner: cette forme est abondamment représentée dans les collections, et est assez facile à récolter sur le terrain (son rostre du moins), ce qui permet d'effectuer les préparations nécessaires, partiellement «destructrices». Les *Belosepia* apparaissent ainsi comme l'un des premiers genres sur lequel un nouvel examen peut être aisément accompli.

La position des *Belosepia* dans les lignées évolutives

Les coquilles de *Belosepia* ont été interprétées de façon très diverse selon les auteurs; toutes les hypothèses existantes ne seront pas reprises en détail ici, seules les plus caractéristiques ou les mieux accueillies sont rappelées.

1. Propositions anciennes

La ressemblance morphologique entre les *Belosepia* et certains os de seiche est telle que CUVIER les avait identifiés comme des fragments de seiche fossile.

S'ils ont été rapidement séparés du genre *Sepia* (VOLTZ 1830), les *Belosepia* n'en étaient pas moins reconnus comme ayant des affinités certaines avec les Sepioides typiques et occupant une position intermédiaire. Ainsi, BUCKLAND (1836) les considérait comme reliant les bélemnites aux seiches, tandis que EDWARDS (1849) en fait une transition entre les véritables seiches et les spirulidés, à cause de la forme des cloisons et de la position du siphon.

A ces éléments morphologiques, RIEFSTAHL (1886) ajoute ceux fournis par les microstructures des tests de *Belosepia*, des bélemnites et de *Sepia*, et en concluait que *Belosepia* «forme indéniablement une transition» entre les bélemnites et les seiches.

Dans son important ouvrage sur la Paléobiologie des Céphalopodes Dibranchiaux (1916), ABEL examine à nouveau le problème en faisant intervenir un autre élément: l'ontogénie des coquilles. Il en déduisait l'absence de toute connexion directe entre les bélemnites et les *Belosepia*: le rostre de *Belosepia* ne pouvait en aucun cas dériver, être un vestige du rostre des bélemnites.

A peine plus récent (1922), le livre de NAEF sur les Dibranchiaux fait toujours autorité. Si des observations minutieuses ont conduit cet auteur à reconnaître une lignée morphologique allant des bélemnites aux seiches actuelles: *Diploconus* – *Belemnosella* – *Spirulirostra* – *Spirulirostrina* – *Belosepia* – *Sepia*, cette série n'est cependant pas assimilée à une lignée phylétique, ainsi que cela est clairement énoncé dans le texte. Et sur le tableau synthétique achevant l'ouvrage, aucun enracinement direct des Sepioidea chez les Belemnoidea n'apparaît.

2. Propositions récentes

La préparation du dernier volume du *Treatise on Invertebrate Paleontology* (R. C. MOORE ed.) a incité JELETZKY (1966) à entreprendre une révision des Coléoides.

Outre les traditionnels arguments morphologiques, il utilise pour étayer ses filiations des caractères quelque peu tombés en désuétude à cette période: la minéralogie et les microstructures.

Du point de vue minéralogique, il oppose nettement les rostres des bélemnites et des Sépiidés: ces derniers, aragonitiques, ne peuvent descendre des bélemnites dont il est alors admis que le rostre est en calcite primaire. De même, la grossière structure prismatique radiaire des rostres de bélemnites est, toujours selon JELETZKY, tout à fait différente de celle des Sépiidés, «spongieuse et irrégulièrement caverneuse, partiellement organique et irrégulièrement lamellaire». Autre point fondamentalement dissemblable entre ces deux groupes: l'ontogénie des coquilles, différente par la symétrie et le mode d'apparition de leurs divers éléments.

D'après tous ces éléments, JELETZKY estime très logiquement que les rostres de Bélemnitiidés et de Sépiidés ne sont pas homologues, et qu'il «semble plus logique de faire dériver les Sépiidés à rostre du Tertiaire d'ancêtres soit orthocônes, soit plus ou moins incurvés endogastriquement, caractérisés par un rostre de type bélemnite très faiblement développé ou totalement absent». Ces ancêtres des Sepiida pourraient être les Phragmoteuthida, groupe ayant pour autres descendants les Teuthida et les Octopoda.

3. Conclusions

De cette revue de la bibliographie traitant des *Belosepia* et de leur position phylétique, on peut retenir deux points:

- selon les auteurs, les Sepiida et Belemnitida ont des liens de parenté directe ou au contraire, ne forment pas une vraie lignée évolutive;
- les mêmes caractères sont utilisés pour étayer des propositions phylétiques parfois contradictoires.

Il faut en outre remarquer la disparité existant entre l'accroissement des informations (morphologiques, minéralogiques, microstructurales et ontogéniques) sur les deux maillons extrêmes de la chaîne: bélemnites et seiches, et leur stagnation quant aux *Belosepia* elles-mêmes. En réalité, les divergences d'interprétation de la position de ce genre résultent plus des modifications intervenues dans les connaissances des bélemnites et des seiches que de son étude.

Matériel et méthode d'étude

Seuls des rostres ont été examinés dans cette étude.

1. Origine du matériel

Cinq des rostres de *Belosepia* étaient en collection, soit à l'Institut de Paléontologie du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, soit au Laboratoire de Pétrologie Sédimentaire et Paléontologie de l'Université Paris XI (spécimens A à G). Aucune indication précise de provenance ou d'âge n'était portée sur les étiquettes, sauf la mention du Bassin de Paris.

Les autres échantillons ont été récoltés dans deux localités du Bassin Parisien: la carrière de Baron (Auversien) qui a fourni un rostre très roulé, et une poche fossilifère dans le talus de la RN 330 près de Senlis et sa carrière adjacente (8 spécimens).

2. Méthodes d'étude

a - Lames minces sériées

Outre les lames minces réalisées selon la méthode habituelle, la complexité morphologique des extrémités apicales de *Belosepia* a rendu nécessaire la confection de sections sériées

transversales ou longitudinales, à l'aide d'une scie à fil. « Cette technique est naturellement très inférieure, quant à la densité des sections réalisées, à celle qui est habituellement utilisée pour ce genre d'étude (et qui consiste plutôt en surfaces d'abrasion successives qu'il est évidemment possible de réaliser beaucoup plus sériées). La technique utilisée ici » présente par contre un double avantage:

« - l'observation par transparence permet de mettre en évidence des structures . . . Cette observation par transparence sur des sections très voisines permet également un contrôle continu de l'évolution des structures au cours de l'ontogenèse . . .

- autre avantage considérable, cette technique de sections sériées ne conduit pas à une destruction complète de l'échantillon étudié (ce qui est toujours le cas avec le système des surfaces d'abrasion successives) mais permet de conserver, sous forme de lames minces toujours réexaminables, une documentation précieuse pour la comparaison avec des données ultérieures » (CUIF 1972b: 217).

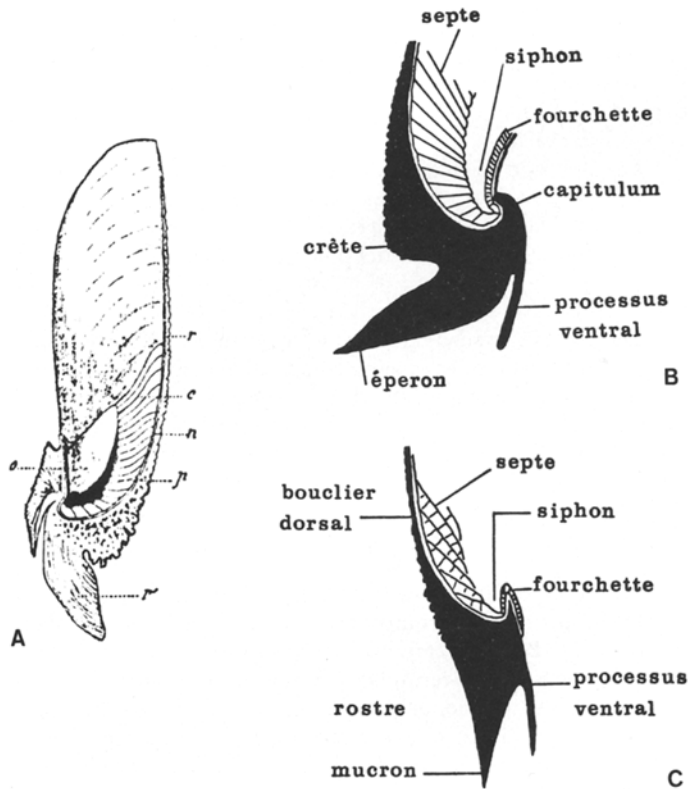


Fig. 1. Morphologie des zones apicales de *Belosepia* et *Sepia* - coupes longitudinales médianes.
 A - *Belosepia* (selon MUNIER-CHALMAS). r,r': rostre; n: coude nacrée; s: siphon; c: cloison; p: phragmocône.
 B - *Belosepia* (selon NAEF 1922).
 C - *Sepia* (selon NAEF 1922).

Abb. 1. Morphologie der Apikalzonen von *Belosepia* und *Sepia* - mediane Längsschnitte.
 A - *Belosepia* (nach MUNIER-CHALMAS). r,r': Rostrum; n: Perlmutter; s: Siphon; c: Septum; p: Phragmokön.
 B - *Belosepia* (nach NAEF 1922).
 C - *Sepia* (nach NAEF 1922).

b - Observation en lumière UV réfléchi

Autre avantage de ces lames minces par rapport aux pelliculages généralement effectués: elles sont disponibles, si l'on prend la précaution de ne pas les revouvir d'une lamelle collée au baume du Canada, pour l'analyse en lumière ultra-violette réfléchi.

Le microscope utilisé (Zeiss) est équipé d'une lampe à vapeur de mercure de 50 W, émettant un spectre allant de 280 à 580 nm, avec une grande intensité dans les raies du mercure (365 et 366 nm). Deux filtres d'arrêt ont été choisis: le LP 420 transmettant les longueurs d'onde supérieures à 420 nm (à partir du bleu) et le LP 520 (à partir du vert). La longueur d'onde excitatrice: 365 nm, n'est pas susceptible de faire réagir intensément l'aragonite, qui manifeste une fluorescence pour une excitation de très courte longueur d'onde.

Les lames ayant été collées à l'araldite, qui réagit fortement à la lumière UV, les couleurs obtenues sont très intenses. Cependant, elles ne masquent pas les différences existant entre les divers composants des échantillons. De plus, la lumière réfléchi offre l'avantage, par rapport à la lumière transmise, de ne pas provoquer de phénomène de diffusion qui peut rendre floues les limites entre les structures.

Ces lames ont été examinées en autofluorescence; cela permet ainsi d'observer la même zone en lumière transmise et en UV, sur le même microscope, et de contrôler ainsi les éventuels artefacts.

c - Coloration

La coloration de Feigl, dont la qualité et la précision ont été démontrées à de multiples reprises (CUIF 1972a, SCHNEIDERMAN & SANDBERG 1971) a permis de constater que tous les rostrs, en collection ou récoltés, étaient conservés en aragonite, c'est à dire avec leur minéralogie initiale. Cela est essentiel pour l'interprétation des microstructures.

d - Microscope électronique à balayage

Les rostrs étant dans l'ensemble des éléments solides et cohérents, les modalités de préparation sont simples. Les cassures brutes, d'un usage courant, ont été complétées par des surfaces diversement orientées afin de faire la liaison avec les lames minces. Dans ce cas, une légère attaque à HCl dilué suffit à éliminer les traces de sciage sans altérer les structures. Les observations ont été faites sur le microscope JSM S1 du Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés et Paléontologie Humaine de l'Université Paris VI.

Morphologie externe: termes descriptifs

Par rapport à l'extrémité apicale des bélemnites ou des os de seiches, celle de *Belosepia* présente une morphologie complexe qui a provoqué la création de termes descriptifs particuliers (NAEF 1922). Bien que certains vocables soient également utilisés pour *Sepia*, il semble nécessaire de préciser cette terminologie, peu courante chez cette classe (Figs. 1, 2).

L'extrémité apicale, plus ou moins aigüe selon les espèces, courbée vers l'arrière, est le rostre s. st. ou épine. Sur la face ventrale existe une large collerette peu épaisse, à ornementation rayonnée: le processus ventral, dont le renflement vers l'alvéole forme le capitulum. Sur la face dorsale se trouve un épais bourrelet ornementé, à surface externe rugueuse irrégulière, appelé crête postérieure.

Sur certains spécimens plus complets, la crête postérieure s'amincit et se prolonge, comme chez *Sepia*, en un bouclier dorsal plus ou moins ornementé. La zone alvéolaire est incurvée à son origine, et les cloisons de la face ventrale sont resserrées et étroites; cette zone est appelée fourchette.

Observations microstructurales

Bien que les limites entre les différentes parties de la zone apicale de *Belosepia* ne soient pas absolues, chaque élément sera décrit séparément, avant d'envisager les transitions.

1. Epine ou rostre s. st.

Sur les coupes transversales et longitudinales, on reconnaît deux zones: une centrale de structure concentrique, une externe divisée en secteurs radiaires (Fig. 3B, C, D; Fig. 4A).

La zone centrale est en forme de goutte d'eau dont la pointe est dirigée vers la face dorsale et la partie arrondie sur la face ventrale. Elle est composée de couches concentriques assez régulières, à peu près parallèles à la surface externe du spécimen et épaisses de 10µm en moyenne. Ces couches sont prismatiques, c'est à dire qu'elles sont constituées de fines baguettes ou prismes parallèles, perpendiculaires à la surface de la couche ainsi définie. Selon les cas, ces couches sont discontinues (Fig. 4B) ou bien, sur les surfaces préparées notamment, se traduisent surtout par des différences de relief (Fig. 4C). Sur les coupes sériées transversales (Fig. 3), on voit nettement que cette zone centrale à disposition concentrique existe de l'extrémité inférieure de l'épine jusqu'à la zone alvéolaire, bien que son développement varie; elle semble se réduire en progressant vers l'alvéole, mais le diamètre de l'ensemble de cette épine suit la même évolution ainsi que cela est visible sur les coupes longitudinales médianes (Fig. 2D).

La zone externe est constituée de secteurs radiaires (Fig. 3; Fig. 4A, E, F; Fig. 5A, B). Le passage entre zones centrale et externe n'est pas synchrone par rapport aux couches concentriques de la zone centrale, sur une coupe transversale (Fig. 3B, C, D; Fig. 4A, E). Les secteurs apparaissent plus tardivement sur la face ventrale (on peut les observer, sur ce spécimen, uniquement dans les coupes au niveau de l'alvéole) que sur la face dorsale. De plus, l'importance de cette zone à secteurs semble varier avec les individus (ou les espèces?) puisque chez certains, la structure concentrique existe seule dans la partie libre (c'est à dire avant la crête postérieure) de l'épine. Les secteurs, plus ou moins larges et arrondis, sont eux-mêmes formés de couches successives (Fig. 4F, 5B). La formation des secteurs débute par la mise en place d'inflexions dans les couches concentriques, puis peu à peu des limites radiaires deviennent nettes, provoquées par l'accroissement de courbure des inflexions, qui induit des changements d'orientation des prismes. Le long des limites radiaires, ces derniers s'affrontent en formant des chevrons. La zone centrale des secteurs, lieu de divergence des prismes, présente souvent des traces de dissolution précoce (Fig. 5A). Les coupes longitudinales indiquent que ces secteurs sont continus sur toute la longueur de l'épine (Fig. 5B) et ne seraient donc pas formés, comme chez certains Aulacocérédés par exemple, de tétraèdres superposés (DAUPHIN & CUIF 1980). Les terminaisons des secteurs sont, chez les individus examinés, assez aigües et dessinent sur la surface externe de fines stries longitudinales, souvent amplifiées par l'érosion.

2. La crête postérieure

Toutes les coupes, transversales ou longitudinales, passant dans la crête postérieure présentent le même aspect: structure irrégulière pourvue de nombreuses lacunes (Fig. 2A, D; Fig. 3B, C; Fig. 5C). Ces lacunes correspondent aux trous observés sur la surface externe de cet élément (Fig. 2A).

Sur les coupes longitudinales, on peut remarquer qu'à proximité de la limite avec l'épine (Fig. 2D), il n'y a pratiquement aucune porosité dans la crête postérieure. Peu à peu, on reconnaît une disposition rayonnante à partir d'un point qui serait situé dans l'alvéole et près de cette dernière, les trous deviennent brusquement plus grands, leur grande dimension étant parallèle à la surface de l'alvéole, et non plus perpendiculaire. De la face dorsale vers la face ventrale, ces lacunes diminuent de taille (Fig. 2D; Fig. 3B).

Malgré les lacunes et les irrégularités qu'elles entraînent (Fig. 5E), la crête postérieure possède la même structure fondamentale que le rostre: des couches prismatiques successives, disposées en couches de croissance (Fig. 5D, F). Il n'y a pas, comme dans la partie externe de l'épine, de secteurs régulièrement répartis divergents à partir du centre, mais les trous provoquent localement des changements importants dans l'orientation des prismes. Et certaines figures peuvent être ainsi très semblables aux secteurs radiaires de la zone externe de l'épine centrale (Fig. 5D).

3. Processus ventral

Contrairement à la crête postérieure, le processus ventral est un élément coquillier long et peu épais (Fig. 2C, D; Fig. 3A). Sa structure irrégulière n'est cependant pas poreuse comme celle de la crête. Les sillons rayonnants visibles sur sa surface externe ne sont pas très profonds, et ne correspondent à aucune lacune. Ils reflètent des zones ayant des vitesses de croissance différente, se comblant au moins partiellement avec retard pendant le développement. Chaque zone est composée de couches prismatiques dont la concavité est dirigée vers la face ventrale. Latéralement, ces sillons sont beaucoup moins nets, et la disposition externe crénelée disparaît.

Localement le processus ventral est, au moins chez certaines espèces, nettement décollé de l'épine. Sur les échantillons examinés, le processus semble contigu à cette épine. Cependant, entre l'extrémité des secteurs de la partie externe du rostre et les couches prismatiques du processus, peut exister uniquement sur la face ventrale, une zone en croissance dépourvue de tout prisme, de tout secteur et de toute couche, même irrégulière.

De plus, cette zone est présente seulement sur les coupes transversales les plus apicales, et disparaît au niveau de l'alvéole par exemple. Compte-tenu de sa répartition topographique et de l'état de conservation de l'ensemble des spécimens analysés, il est fort probable que cette structure correspond à un dépôt secondaire, diagénétique.

4. Conclusion

Quel que soit l'élément apical examiné, la structure fondamentale est identique: de fins prismes aragonitiques, disposés en couches de croissance successives.

L'épaisseur de ces couches est de 10 µm en moyenne, mais elle peut varier de 2 à 20 µm. Certaines de ces couches plus épaisses peuvent être subdivisées en plusieurs niveaux plus fins, séparés les uns des autres par des discontinuités très peu marquées. L'examen en lumière UV montre des aspects indentiques, notamment en ce qui concerne la subdivision des couches épaisses. De plus, cela permet de confirmer le bon état de préservation des spécimens utilisés.

Fig. 2. Vues générales de *Belosepia*.

A - vue externe latérale; × 1,3.

B - vue frontale; × 1,3.

C - vue ventrale; × 1,3.

D - coupe longitudinale médiane, avec localisation des coupes transversales sériées de la Fig. 3; × 6.

E - détail de la précédente, au niveau de l'axe de l'épine, montrant la disposition régulière en cônes emboîtés des couches prismatiques aragonitiques; × 30.

cr: crête postérieure; pv: processus ventral; a: alvéole; c: capitulum; e: épine.

Abb. 2. Gesamtansicht von *Belosepia*.

A - Laterale Externalansicht; × 1,3.

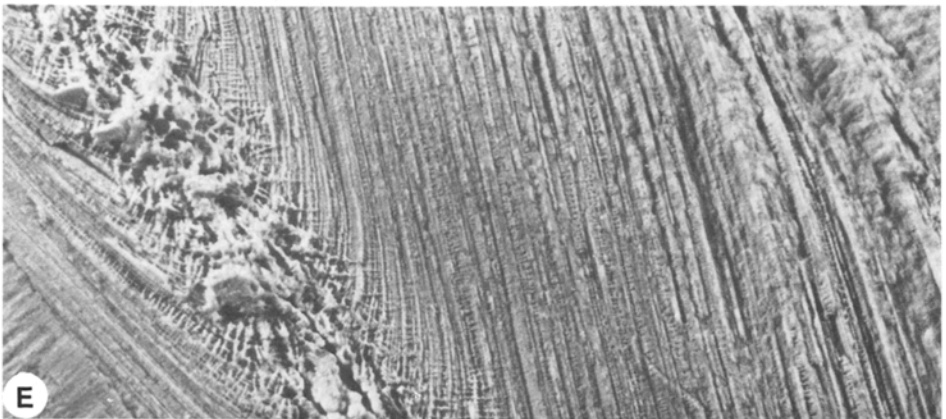
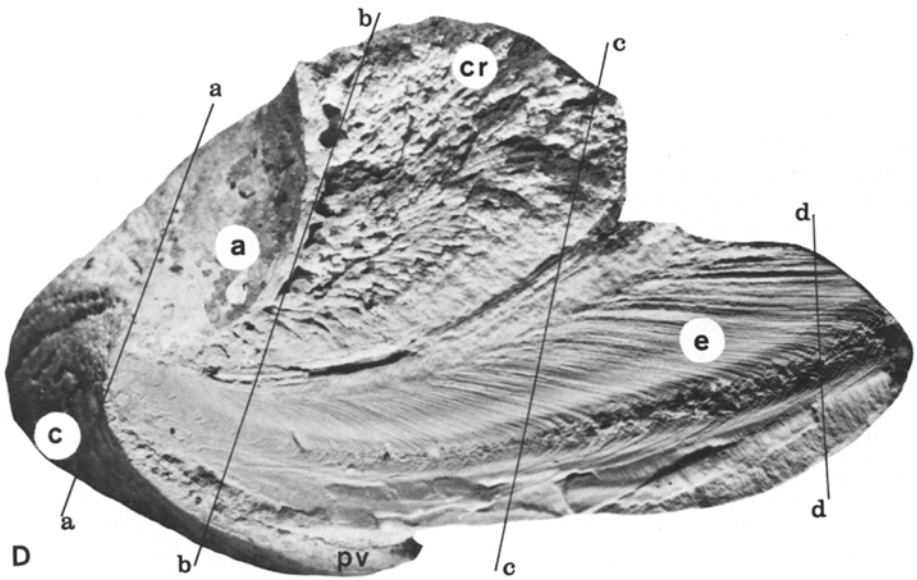
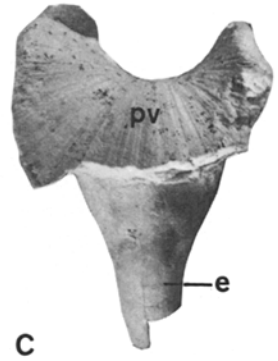
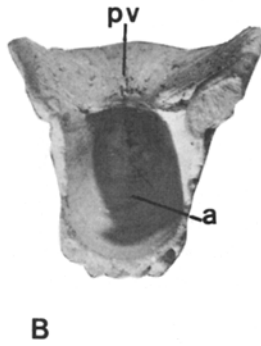
B - Frontalansicht; × 1,3.

C - Ventralansicht; × 1,3.

D - Medianer Längsschnitt, mit Lokalisierung der Querschnitte von Abb. 3; × 6.

E - Einzelheiten des vorhergehenden Schnittes im axialen Niveau des Dorns mit den regelmäßig ineinandersteckenden Kegeln der prismatischen aragonitischen Schichten; × 30.

cr: hintere Kante; pv: Ventralfortsatz; a: Alveolus; c: Capitulum; e: Dorn.



En effet, les fines couches sombres visibles en lumière transmise séparant les couches prismatiques, deviennent fluorescentes sous l'excitation UV (Fig. 6A, B). Compte-tenu des caractéristiques du microscope (cf. § méthodes d'étude), et des figures identiques obtenues dans la partie apicale de seiche actuelle, il est pratiquement certain que ces zones sombres sont riches en matière organique.

Conclusion

L'absence de tout fragment de phragmocône sur les échantillons de *Belosepia* examinés limite obligatoirement les comparaisons avec les formes plus anciennes ou plus récentes, et les interprétations possibles. Cependant, la bonne conservation des parties apicales, associée aux données récentes sur les Bélemnités et *Sepia*, permet quelques remarques.

1. Comparaison avec *Sepia*

a - Morphologie

Lors d'un examen rapide, un os de seiche de grande dimension pourvu d'un rostre bien développé et préparé en éliminant les cloisons du bourrelet ventral, peut être facilement confondu avec des *Belosepia* de taille moyenne ou petite. Bien sûr, un examen plus soigneux sépare les deux formes, mais en réalité, il n'y a pas plus de différences entre certaines *Belosepia* et *Sepia* qu'entre certaines espèces de *Sepia* si l'on compare les zones apicales uniquement. Les coupes longitudinales médianes figurées par NAEF (1922), comportant au moins le début du phragmocône ne diminuent en rien cette similitude, la seule différence notable étant le retournement vers l'arrière et la réduction de la fourchette chez *Sepia* (Fig. 1B, C).

b - Microstructures

Ces deux genres se ressemblent également par leur composition minéralogique (tous deux sont aragonitiques), et leur organisation microstructurale.

La crête postérieure chez *Sepia* est généralement moins développée que chez *Belosepia*; néanmoins, certaines espèces présentent à cet endroit un renflement marqué, à surface externe irrégulière ornementée. Comme chez *Belosepia*, cette ornementation est due à des zones possédant des vitesses de croissance différentes, pouvant laisser des trous visibles sur les coupes (Fig. 6C).

L'épine centrale est, chez les deux genres, composée de couches finement prismatiques (Fig. 6E). Chez *Sepia*, la presque totalité est formée de telles couches en disposition concentrique donnant aux faibles grossissements un aspect lamellaire. Le passage vers le bouclier dorsal est progressif: l'aspect lamellaire disparaît au profit de l'aspect sphérolitique prismatique et l'on y retrouve des irrégularités tout à fait semblables à celles des *Belosepia* (Fig. 6D). Toutefois,

Fig. 3. Coupes transversales d'un même spécimen de *Belosepia*.

A - Zone antérieure, avec l'alvéole (a), l'épine (e) et le processus ventral (pv); $\times 10$.

B - Dans l'épine (e) avec une zone centrale concentrique et une externe à secteurs radiaires; cr: crête postérieure; $\times 8$.

C - Dans l'épine et la base de la crête postérieure (cr); $\times 7$.

D - À la base de l'épine, avec une zone centrale à couches concentriques (zc) et une externe à secteurs (s); $\times 10$.

E - Détails de B dans la zone de transition entre l'épine (e) et la crête postérieure (cr); $\times 50$.

Abb. 3. Querschnitt eines *Belosepia*-Exemplars.

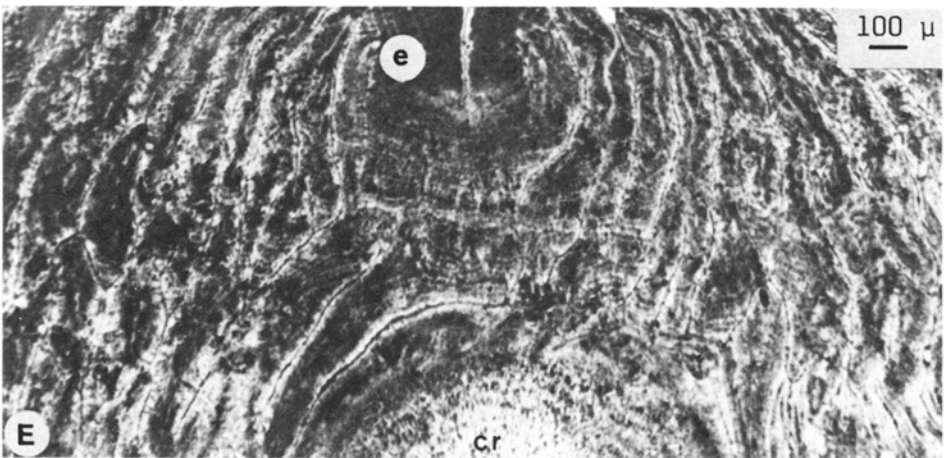
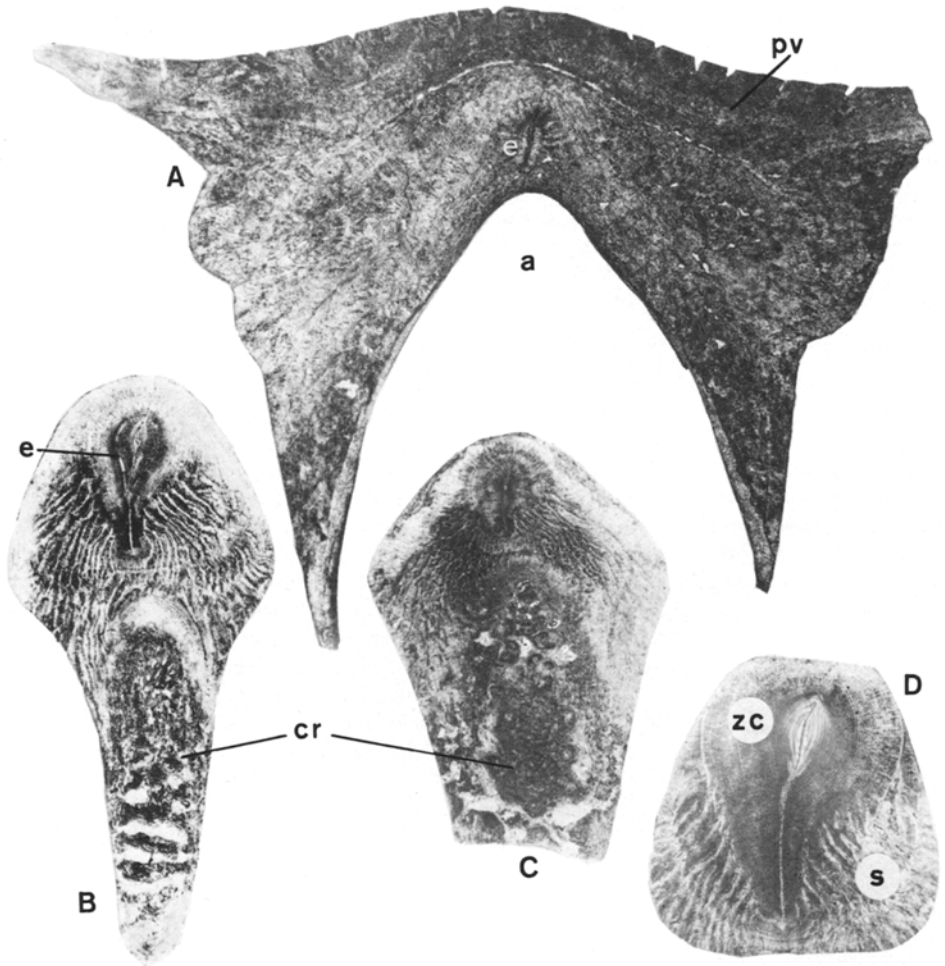
A - Vordere Zone mit Alveolus (a), Dorn (e) und ventralem Fortsatz (pv); $\times 10$.

B - Durch den Dorn (e) mit einer zentralen konzentrischen und einer äußeren Zone mit strahlenförmigen Sektoren; cr: hintere Kante; $\times 8$.

C - Durch den Dorn und die Basis der hinteren Kante (cr); $\times 7$.

D - Durch die Basis des Dorns, mit zentraler Zone aus konzentrischen Schichten (zc) und äußerer Zone mit Sektoren (s); $\times 10$.

E - Einzelheiten von B in der Übergangszone zwischen Dorn (e) und hinterer Kante (cr); $\times 50$.



chez *Sepia*, dans l'épine elle-même aucune zone externe à secteurs radiaires n'a été signalée jusqu'ici.

Le processus ventral de l'os de seiche comporte trois couches, continues à travers le rostre où elles sont extrêmement minces, avec celles du bouclier dorsal (DAUPHIN 1981, 1983); la plus externe est, chez *Belosepia*, la seule conservée et est comme chez *Sepia*, sphérolitique prismatique.

L'examen sous excitation ultra-violette a montré l'abondance de la matière organique conservée chez les *Belosepia*; il en est de même pour *Sepia*, richesse confirmée par les légères décalcifications effectuées sur les coupes.

La seule différence entre ces deux genres semble donc être la présence, dans l'épine, d'une zone externe à secteurs radiaires chez *Belosepia*.

2. Comparaison avec les Bélemnités s. l.

La disposition en couches prismatiques chez les rostres de bélemnites n'est plus à démontrer, et il semble que la minéralogie initiale était aragonitique (SPAETH 1971, 1973; DROZDOVA 1969). Quant aux secteurs radiaires, ils sont connus non seulement dans les épistrostres, mais également dans les orthorostres (KABANOV 1967) des bélemnites s. l.

Chez les Aulacoceridés, *Prographularia* et *Aulacoceras* (Trias) possèdent un rostre dont la partie centrale est formée de couches concentriques aragonitiques, et la zone externe de secteurs radiaires plus ou moins réguliers (Fig. 6F). Le genre *Atractites* offre une disposition inverse: les quelques secteurs de la zone centrale disparaissent rapidement et la plus grande partie du rostre est concentrique, et sa surface externe lisse comme les «vraies» bélemnites (CUIF & DAUPHIN 1979; DAUPHIN & CUIF 1980). On peut cependant noter une différence entre *Aulacoceras* et *Belosepia*: les secteurs radiaires des *Aulacoceras* sont discontinus quand on les observe sur des coupes longitudinales, c'est à dire qu'ils sont eux-même subdivisés en pyramides ou tétraèdres très régulièrement alignés. Les secteurs de *Belosepia* semblent continus. Quant à ceux de *Prographularia*, la petite taille du spécimen n'a pas permis de coupes multiples.

La présence de secteurs n'est donc pas un phénomène rare chez les Céphalopodes, et ne semble pas être caractéristique d'un groupe particulier. Quant à la structure fondamentale des rostres, elle est dans tous les cas prismatique et aragonitique.

Fig. 4. Microstructures de *Belosepia*.

A - Coupe transversale du rostre sous l'alvéole, avec une zone centrale concentrique (zc) une externe à secteurs radiaires (s). P 975 - × 25.

B - Coupe transversale du rostre sous l'alvéole, dans la zone centrale à couches prismatiques concentriques. P 972 - × 760.

C - Coupe transversale sous l'alvéole: couches prismatiques de la zone ventrale externe de l'épine. P 1036 - × 225.

D - Coupe longitudinale de l'épine. P 995 - × 220.

E - Coupe transversale du rostre sous l'alvéole avec la zone centrale (zc) et les secteurs radiaires (s) non synchrones par rapport aux lignes de croissance. P 986 - × 70.

F - Coupe transversale de l'épine: transition entre la zone centrale (zc) et les secteurs (s). P 977 - × 225.

Abb. 4. Mikrostrukturen von *Belosepia*.

A - Querschnitt des Rostrums unter dem Alveolus, mit konzentrischer Zone (zc) und äußerer Zone mit strahlenförmigen Sektoren (s). P 975 - × 25.

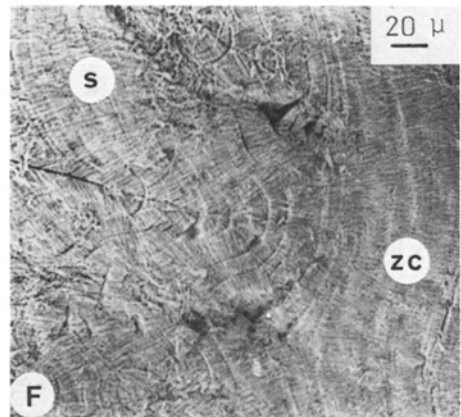
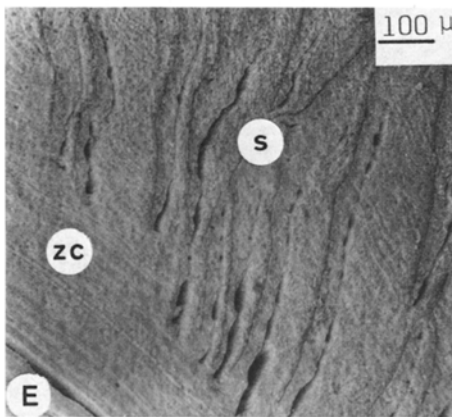
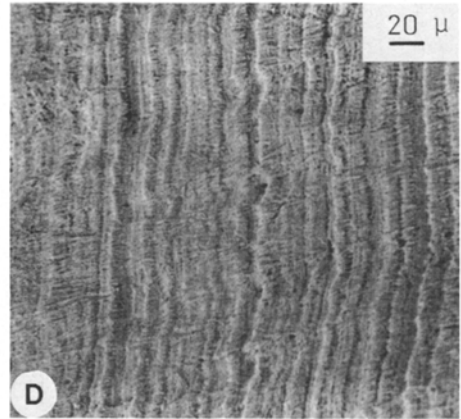
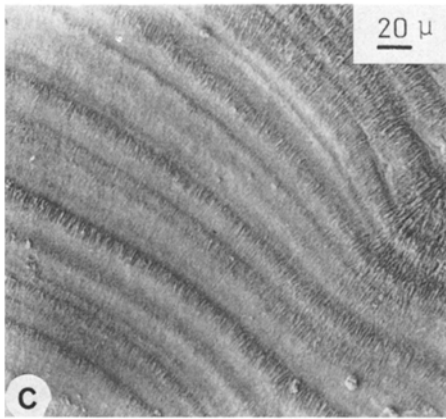
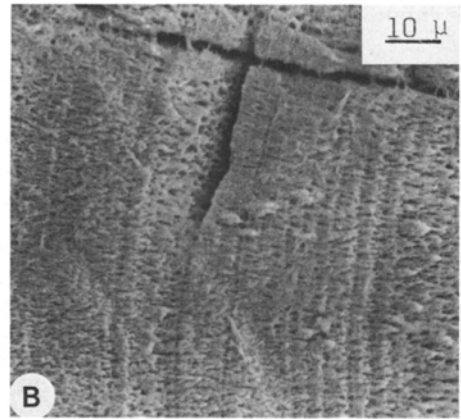
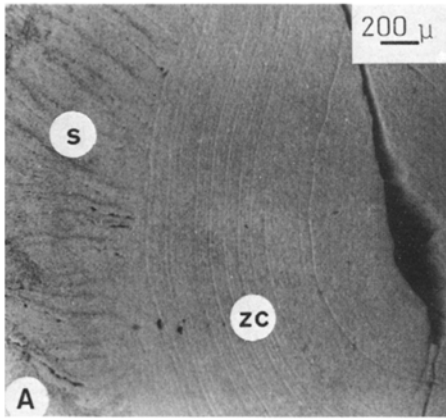
B - Querschnitt des Rostrums unter dem Alveolus, in der zentralen Zone mit konzentrischen prismatischen Lagen. P 972 - × 760.

C - Querschnitt unter dem Alveolus: prismatische Schichten der äußeren ventralen Zone des Dorns. P 1036 - × 225.

D - Längsschnitt des Dorns. P 995 - × 220.

E - Querschnitt des Rostrums unter dem Alveolus, mit der zentralen Zone (zc) und den strahlenförmigen Sektoren (s), die mit den Wachstumszonen nicht synchron sind. P 986 - × 70.

F - Querschnitt des Dorns: Übergang zwischen den zentralen Zonen (zc) und den Sektoren (s). P 977 - × 225.



3. Implications phylétiques

Ainsi que nous l'avons vu, les arguments utilisés par JELETZKY (1966) pour proposer de nouveaux rapports phylétiques entre Bélemnités et Sépiidés sont de trois ordres: ontogénique, minéralogique et microstructural.

Selon cet auteur, les Sépiidés, dissymétriques, sont fondamentalement différents dans leur développement ontogénique des Bélemnités, symétriques. Mais il semble que ces données sur les Sépiidés reposent essentiellement sur les schémas de MUNIER-CHALMAS (in FISCHER 1887); or, cet auteur décrit le rostre de *Belosepia* comme apparaissant symétriquement autour de la protoconque, et non pas sur la 5^e ou 6^e loge du phragmocône, ce qui est pour le moins en contradiction avec l'interprétation de JELETZKY. L'absence de tout phragmocône dans les spécimens examinés ne permet pas de trancher entre ces deux hypothèses. Quant à la symétrie des bélemnites, elle est loin d'être parfaite, ainsi que le montrent les diverses coupes longitudinales des médianes (CHRISTENSEN 1925; MÜLLER-STOLL 1936; SPAETH 1971).

L'un des critères les plus sûrs, toujours d'après JELETZKY, est la composition minéralogique du rostre. Les Bélemnités, calcitiques, ne pourraient donner les Sépiidés, aragonitiques; de même, elles ne pourraient dériver des Aulacocéridés, eux-aussi aragonitiques. Les découvertes de SPAETH sur des rostres de bélemnites du Crétacé anglais (1971, 1973) réduisent à néant cette soi-disant différence fondamentale.

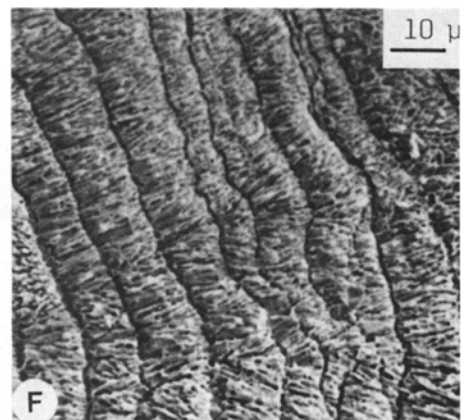
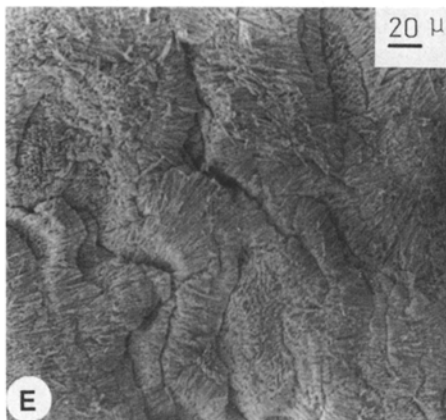
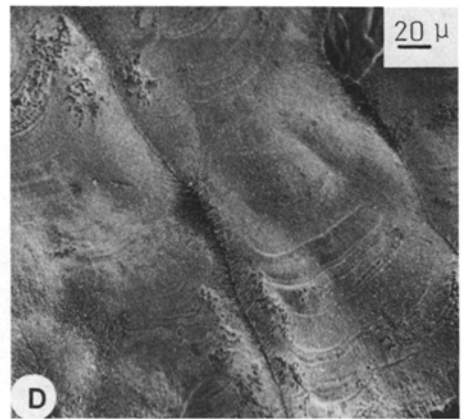
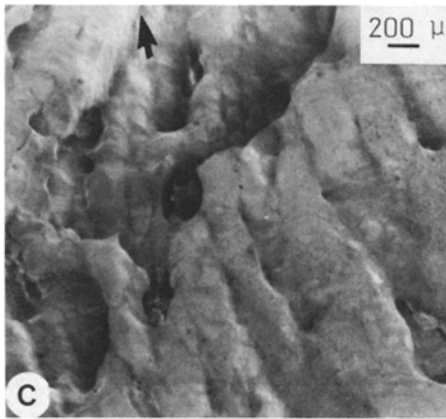
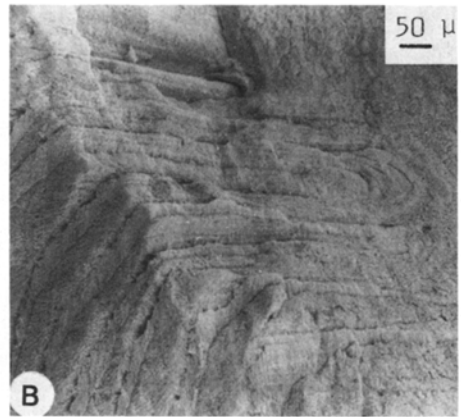
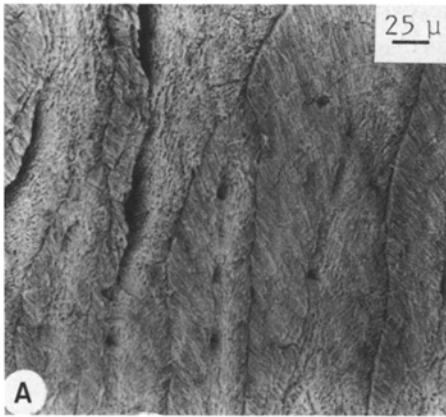
Ces mêmes découvertes annulent d'ailleurs le second critère majeur de JELETZKY, concernant l'incompatibilité entre les grands cristaux radiaux, continus du centre à la périphérie, des Bélemnites, et ne pouvant être issus même par diagenèse des fines couches prismatiques aragonitiques des Aulacocéridés. Or, une simple décalcification ménagée sur des rostres de bélemnites fait apparaître une fine zonation concentrique, dont les dimensions sont tout à fait compatibles avec l'épaisseur des couches chez les Aulacocéridés (CUIF, DAUPHIN & LEFÈVRE 1977). Il en est de même pour les Sépiidés. Ainsi, la comparaison des structures de ces trois taxons, dans le cas où l'on a pris le soin de vérifier que la minéralogie initiale était préservée, montre des aspects tout à fait identiques (Figs. 4, 5, 6 et SPAETH 1971, pl. I fig. 5). La présence de secteurs radiaux chez les Aulacocerida augmente encore leur ressemblance avec les *Belosepia*.

Fig. 5. Microstructures de *Belosepia*.

- A - Coupe transversale du rostre dans les secteurs radiaux; l'axe de divergence de prismes montre des traces de dissolution précoce. P 985 - × 200.
 B - Vue oblique des secteurs de la zone externe du rostre. P 1000 - × 80.
 C - Coupe longitudinale: zone poreuse irrégulière de la crête postérieure à proximité de l'alvéole. La flèche indique la direction où est située l'alvéole. P. 805 - × 20.
 D - Détail de la précédente, montrant les secteurs irréguliers avec les couches de croissance bien marquées. P 808 - × 210.
 E - Coupe longitudinale de la zone postérieure de la crête., montrant les nombreuses irrégularités des couches prismatiques. P 708 - × 225.
 F - Coupe longitudinale de la crête postérieure située entre les grandes perforations et l'alvéole. P 921 - × 740.

Abb. 5. Mikrostrukturen von *Belosepia*.

- A - Querschnitt des Rostrums in den strahlenförmigen Sektoren; die Divergenzachse der Prismen zeigt Spuren einer früheren Auflösung. P 985 - × 200.
 B - Schräge Ansicht der Sektoren der äußeren Zone des Rostrums. P 1000 - × 80.
 C - Längsschnitt: unregelmäßig poröse Zonen der hinteren Kante in der Nähe des Alveolus. Der Pfeil zeigt die Richtung des Alveolus. P 805 - × 20.
 D - Einzelheiten von C, die unregelmäßigen Sektoren mit gut ausgeprägten Wachstumsschichten zeigend. P 808 - × 210.
 E - Längsschnitt der hinteren Zone der Kante, die vielen Unregelmäßigen der prismatischen Schichten zeigend. P 708 - × 225.
 F - Längsschnitt der hinteren Kante, zwischen den großen Perforationen und dem Alveolus lokalisiert. P 921 - × 740.



Les arguments invoqués par JELETZKY pour nier l'existence de liens phylétiques directs entre ces taxons, ce qui correspondait à l'hypothèse traditionnellement admise, ne peuvent donc être conservés, même dans le cas où l'on voudrait considérer que le «rostre» est bien un élément supplémentaire par rapport à une coquille de type nautilé.

Certes, l'absence des phragmocônes restreint sensiblement la portée des interprétations qui précèdent. Néanmoins, il importe de constater que rien dans la morphologie, la minéralogie et les microstructures, ne s'oppose à ce que ces groupes aient des rapports directs de parenté. Cependant, avant de déterminer ces liens avec précision, il est nécessaire d'obtenir des informations beaucoup plus complètes sur les multiples formes du Tertiaire, fort peu étudiées jusqu'ici de ce point de vue.

De plus, de telles comparaisons attirent une fois encore l'attention sur le problème de la vérification de la nature primaire de la minéralogie des spécimens examinés, précaution d'autant plus indispensable que cette minéralogie intervient ensuite comme caractère phylétique, et détermine la valeur de l'analyse microstructurale.

Ergebnisse (gekürzt)

Das Fehlen jeden Restes eines Phragmokons bei *Belosepia* schränkt den Vergleich mit älteren und jüngeren Verwandten zwangsläufig ein. Dennoch erlaubt die gute Erhaltung des apikalen Teils eine diesbezügliche Stellungnahme.

Der rostrale Dorn eines großen *Sepia*-Schulps ist mit einer kleinen *Belosepia* leicht zu verwechseln. Ein sorgfältiges Studium läßt zwar Unterschiede erkennen, die aber nicht größer sind als zwischen den Apikalbereichen einzelner *Sepia*-Arten; vgl. dazu Fig. 1B, C (nach NAEF 1922).

Belosepia und *Sepia* gleichen sich hinsichtlich Substanz und mikrostrukturellem Bau, abgesehen nur davon, daß sich in der äußeren Zone des *Belosepia*-Dorns im Unterschied zu *Sepia* radiale Sektoren zeigen. Auch die Aulacocerida *Prographularia* und *Aulacoceras* zeigen diese

Fig. 6. Comparaison *Belosepia* – *Sepia* – Aulacocéride.

A – Coupe transversale de l'épave de *Belosepia* dans la zone centrale; les couches de croissance sont régulièrement concentriques. Lumière transmise; $\times 850$.

B – idem, en lumière ultraviolette (filtre bleu). Les zones sombres en lumière normale sont devenues claires, ce qui correspond à une composition organique; $\times 850$.

C – *Sepia*: Coupe longitudinale du bouclier dorsal à proximité du rostre. Cette zone, correspondant à la crête postérieure de *Belosepia*, possède également des perforations. P 1287 – $\times 34$.

D – *Sepia*: Surface interne de la couche sphérolitique externe du bouclier dorsal. La matière organique a été éliminée par H_2O_2 concentrée. Comparer avec la Fig. 4A. M 614 – $\times 960$.

E – *Sepia*: Coupe longitudinale de la zone axiale du rostre, de structure prismatique. La matière organique a été éliminée par H_2O_2 concentrée. O 166 – $\times 1800$.

F – Coupe transversale de la zone post-alvéolaire d'un Aulacocéride: *Prographularia* (Trias-Autriche), montrant les secteurs radiaires et les de croissance. M 957 – $\times 275$.

Abb. 6. Vergleich von *Belosepia*, *Sepia* und einem Aulacoceriden.

A – Querschnitt des Dorns von *Belosepia* in der zentralen Zone; die Wachstumsschichten sind regelmäßig konzentrisch Durchlicht: $\times 850$.

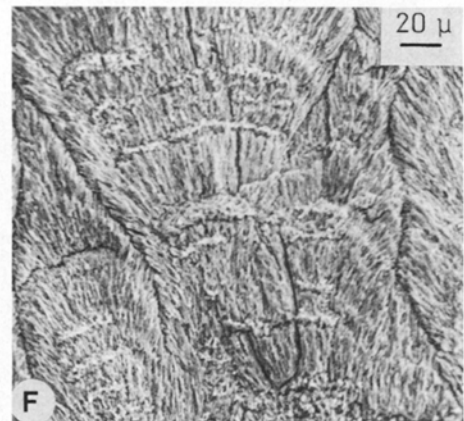
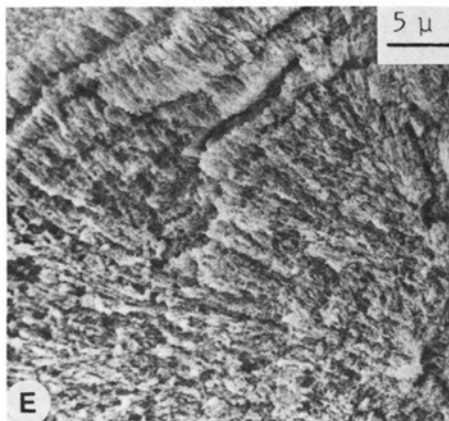
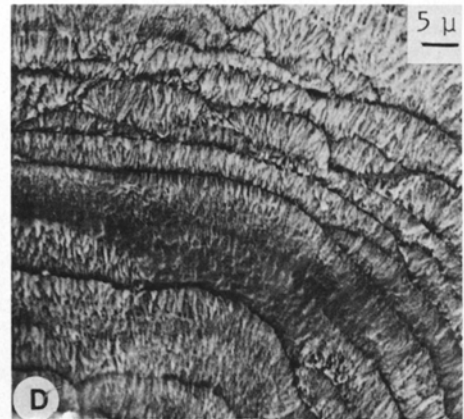
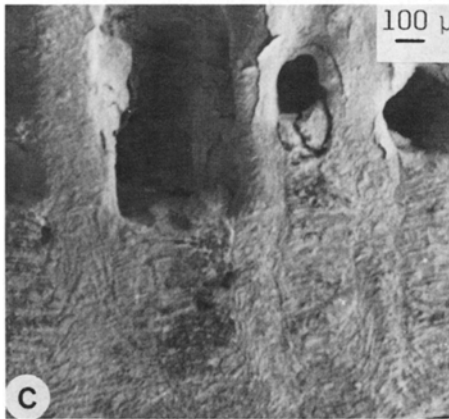
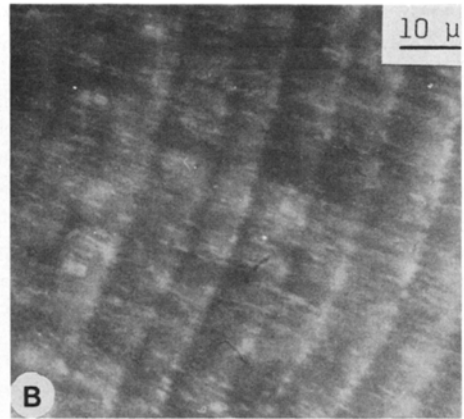
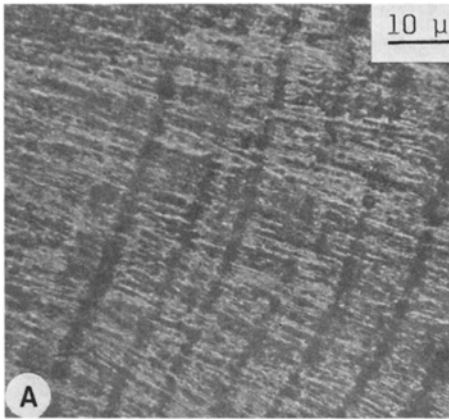
B – Dasselbe, in ultraviolettem Licht (blauer Filter). Die im normalen Licht finsternen Zonen sind hell geworden, was auf organische Zusammensetzung weist; $\times 850$.

C – *Sepia*: Längsschnitt des dorsalen Schilds in der Nähe des Rostrums. Die der hinteren Kante von *Belosepia* entsprechende Zone zeigt auch Perforationen. P 1287 – $\times 34$.

D – *Sepia*: Innere Fläche der äußeren sphärolitischen Schicht des dorsalen Schilds. Die organische Substanz wurde mit konzentriertem H_2O_2 entfernt. Vergl. Abb. 4A. M 614 – $\times 960$.

E – *Sepia*: Längsschnitt der Axialzone des Rostrums mit prismatischer Struktur. Die organische Substanz wurde mit konzentriertem H_2O_2 entfernt. O 166 – $\times 1800$.

F – Querschnitt der postalveolen Zone eines Aulacoceriden: *Prographularia* (Trias-Österreich), die strahlenförmigen Sektoren und die Wachstumsschichten zeigend. M 957 – $\times 275$.



Differenzierung in eine konzentrisch gebaute Zentral- und eine radial strukturierte Außenpartie (anders nur *Atractites*), obgleich sich im Longitudinalschnitt Unterschiede erkennen lassen.

Die Symmetrieverhältnisse zwischen Sepiidae und Belemnitidae unterscheiden sich ebenfalls nicht grundsätzlich. Damit weisen Morphologie, Mineralogie und Struktur des Rostrums bzw. des ihm homologen Dorns im Gegensatz zu der Auffassung JELETZKYS (1966) auf enge phylogenetische Beziehungen zwischen Aulacoceridae, Belemnitidae und Sepiidae. Voraussetzung ist allerdings, daß sich die ursprünglich aragonitische Natur auch der fossilen Formen bestätigt.

Littérature

- ABEL, O. (1916): Paläobiologie der Cephalopoden aus der Gruppe der Dibranchiaten. – 281 p.; Jena (G. Fischer).
- BANDEL, K.; REITNER, J. & STÜRMER, W. (1983): Coleoids from the Lower Devonian Black Slate (»Hunsrück-Schiefer«) of the Hunsrück (West Germany). – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., 165 (3): 397–417; Stuttgart.
- BUCKLAND, W. (1836): The Bridgewater treatises on the power, wisdom, and goodness of God as manifested in the creation. – Treatise VI, geology and mineralogy, vol. 1, texte: 618 p.; vol. 2: atlas, 128 p.; London (W. Pickering Press).
- CHRISTENSEN, E. (1925): Neue Beiträge zum Bau der Belemniten. – N. Jb. Miner. Beil., 51: 118–158; Stuttgart.
- CUIF, J. P. (1972a): Note sur les Madréporaires triasiques à fibres aragonitiques conservées. – C. R. Acad. Sci., sér. D, t. 274: 1272–1275; Paris.
- (1972b): Recherches sur les Madréporaires du Trias. I – Famille des Stylophyllidae. – Bull. Mus. Hist. nat., 3è sér., 97: 213–291; Paris.
- CUIF, J. P. & DAUPHIN, Y. (1979): Minéralogie et microstructures d'Aulacocerida (Mollusca, Coleoidea) du Trias de Turquie. – Biomineralization, 10: 70–79; Stuttgart-New York.
- CUIF, J. P.; DAUPHIN, Y. & LEFÈVRE, R. (1977): Rapport de la localisation du strontium, magnesium et sodium avec la minéralogie et la microstructure de trois rostrés d'Aulacocerida triasiques. – C. R. Acad. Sci., sér. D, t. 285: 1033–1036; Paris.
- DAUPHIN, Y. (1981): Microstructure de Céphalopodes. II – La seiche (Dibranchiata, Decapoda). – Palaeontographica, A, 176: 35–51; Stuttgart.
- (1983): Les subdivisions majeures de la classe des Céphalopodes; bases de la systématique actuelle – apport de l'analyse microstructurale. – Thèse de Doctorat d'Etat, 284 p.; Université Paris XI.
- DAUPHIN, Y. & CUIF, J. P. (1980): implications systématiques de l'analyse microstructurale des rostrés de trois genres d'Aulacoceridés triasiques (Cephalopoda – Coleoidea). – Palaeontographica, A, 169: 28–50; Stuttgart.
- DROZDOVA, T. V. (1969): La matière organique chez les Bélemnites (en russe). – Geokhimija, 10: 1281–1285; Moscou.
- EDWARDS, F. E. (1849): Monograph of Eocene Mollusca, or description of shells from the older Tertiaries of England. Pt 1: Cephalopoda. – Palaeontogr. Soc., 56 p.; London.
- ENGESER, T. & REITNER, J. (1983): *Chitinobelus acifer* FISCHER 1981, ein Belemniteuthide (Coleoidea) mit Epirostrum. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., 165 (3): 496–501; Stuttgart.
- FISCHER, P. (1887): Manuel de Conchyologie. – 1369 p.; Paris.
- GORDON, M. JR. (1971): Primitive squid gladius from the Permian of Utah. – U. S. geol. Survey Prof. Paper 750 C: 34–38; Washington.
- JELETZKY, J. A. (1966): Comparative morphology, phylogeny and classification of fossil Coleoidea. – Univ. Kansas Paleont. Contrib., Mollusca 7: 162 p.; Lawrence.
- KABANOV, G. K. (1967): Le squelette des bélemnites – analyse morphologique et biologique (en russe). – Trudy paleont. Inst., Akad. Nauk CCCP, t. 114: 100 p.; Moscou.
- MÜLLER-STOLL, H. (1936): Beiträge zur Anatomie der Belemnitoidea. – Nova Acta Leopoldina, n. s. 20: 159–226; Halle a. d. S.
- NAEF, A. (1922): Die fossilen Tintenfische: eine paläozoologische Monographie. – 322 p., Jena (G. Fischer).
- REITNER, J. (1978): Ein Teuthiden-Rest aus dem Obernor (Kössener-Schichten) der Lahnewies-Neider-nachmulde bei Garmisch-Partenkirchen (Bayern). – Paläont. Z., 52 (3/4): 205–212; Stuttgart.
- REITNER, J. & ENGESER, T. (1981): Eine neue Teuthiden-Art aus dem unteren Sinemurium (Lias alpha 3, »Ölschiefer«) von Dusslingen bei Tübingen (Baden-Württemberg). – N. Jb. Geol. Paläont. Mh., 1981 (7): 425–430; Stuttgart.

- RIEFSTAHL, E. (1886): Die Sepienschale und ihre Beziehungen zu den Belemniten. – *Palaeontographica*, **XXXII**: 201–214; Stuttgart.
- SCHNEIDERMANN, N. & SANDBERG, P. A. (1971): Calcite-aragonite differentiation by selective staining and scanning electron microscopy. – *Trans. Gulf Coast, geol. Soc.*, **21**: 349–352.
- SPAETH, CHR. (1971): Untersuchungen an Belemniten des Formenkreises um *Neohibolites minimus* (MILLER 1826) aus dem Mittel- und Ober-Alb Nordwestdeutschlands. – *Beih. Geol. Jb.*, **100**: 127 p.; Hannover.
- (1973): Weitere Untersuchungen der Primär- und Fremdstruktur in calcitischen und aragonitischen Schalenlagen englischer Unterkreide-Belemniten. – *Paläont. Z.*, **47** (3/4): 163–174; Stuttgart.
- VOLTZ, M. (1830): Observations sur les bélemnites. – *Soc. Mus. Hist. nat. Strasbourg, mém.* **1**, 70 p.; Strasbourg.

Eingang des Manuskripts bei der Schriftleitung am 12. 10. 1983