Sonderdruck

Mitteilungen aus dem Geologischen Institut der Technischen Universität Hannover

Redaktion: J.-P. Groetzner

Heft 16

Ontogenie und Phylogenie der Belemnitenart Hibolites jaculoides SWINNERTON, 1937 aus dem Hauterivium (Unterkreide) von NW-Deutschland (Sarstedt) und NE-England (Speeton)

von J. Mutterlose

Mitt. geol. Inst. Techn. Univ. Hannover	ISSN 0440-2812	16	120 Seiten, 7 Tafeln	Hannover Sept. 1978
--	----------------	----	----------------------	------------------------

ONTOGENIE UND PHYLOGENIE DER BELEMNITENART Hibolites jaculoides S W I N N E R T O N , 1937 AUS DEM HAUTERIVIUM (UNTER-KREIDE) VON NW-DEUTSCHLAND (SARSTEDT) UND NE-ENGLAND (SPEETON)

mit 22 Abb., 1 Tab., Taf. 3-7 (Taf. 7 in Tasche)

von

JÖRG MUTTERLOSE +)

Inhalt

S	ρ	i	٠	ρ
-	-	-	_	-

0.	KURZFASSUNG / ABSTRACT	38
1.	EINLEITUNG	39
2.	ERGEBNISSE BISHERIGER UNTERSUCHUNGEN	40
3. 3.1. 3.2. 3.2.1. 3.2.2. 3.2.3. 3.2.4. 3.2.4.1. 3.2.4.2. 3.2.5. 3.2.5.1. 3.3. 3.4.	FUNDPUNKTE UND STRATIGRAPHIE Einführung Schichtfolge Moorberg Allgemeines Oberer Lias: Toarcium Unterer Dogger Unter-Kreide: Hauterivium Unter-Hauterivium Ober-Hauterivium Unter-Barrêmium Unter-Barrêmium Schichtfolge Speeton Übrige Aufschlüsse	43 43 43 45 45 46 46 47 54 54
4	ERHALTUNG DER ROSTREN	53
5. 5.1. 5.2. 5.3. 5.4.	UNTERSUCHUNGSMETHODEN Messverfahren Dünnschliffe Darstellungsmethoden Abgüsse	63 63 65 65 66

+) Anschrift des Verfassers: Dipl.-Geol. J. MUTTERLOSE Institut für Geologie und Paläontologie der Technischen Universität Hannover Callinstraße 30, 3000 Hannover 1

6.	MORPHOLOGIE UND ANATOMIE	67
6.1.	Rostrum	67
6.1.1.	Bautypen des Rostrums	68
6.1.2.	Spitzentypen	69
6.1.3.	Rostralfurchen	70
6.1.4.	Apikallinie	71
6.2.	Phragmokon	71
6.2.1.	Protokonch	71
6.2.2.	Sipho	72
6.2.3.	Septen	72
6.2.4.	Alveole	72
7.	ONTOGENIE UND PHYLOGENIE	74
7.1.	Ontogenie	74
7.2.	Phylogenie	82
8.	TAXONOMIE	97
8.1.	Allgemeines	97
8.2.	Bestimmungsschlüssel	98
8.3.	Beschreibungen	99
9.	ÖKOLOGIE. PALÄOBIOGEOGRAPHIE	105
9.1.	Ökologie	105
9.2.	Paläobiogeographie	107
10.	ZUSAMMENFASSUNG	109
11.	ANGEFÜHRTE SCHRIFTEN	110
12.	TAFELN 3-6 (7 in Tasche)	115

KURZFASSUNG:

Anhand von 2100 zumeist horizontiert gesammelten Rostren aus dem Ober-Hauterivium von NW-Deutschland und Yorkshire/England wird die Belemnitenart Hibolites jaculoides SWINNERTON, 1937 neu untersucht.

Wie die variationsstatistische Auswertung des Materials zeigt, unterliegt die Art im Laufe der Phylogenie einer gerichteten Entwicklung. Alle vermessenen Merkmale zeigen eine deutliche Tendenz zur Verkleinerung ihrer Werte. Für die stratigraphisch älteren Bereiche sind großwüchsige, deutlich keulenförmige Exemplare typisch, im höheren Ober-Hauterivium überwiegen schlanke, zierliche Formen.

Aus einem Vergleich des englischen und deutschen Materials ergibt sich, daß die 3 von SWINNERTON aufgestellten Variationen im wesentlichen auf das tiefe Ober-Hauterivium von England beschränkt sind.

ABSTRACT:

The belemnite species Hibolites jaculoides Swinnerton, 1937 is redefined on the basis of a bed by bed collection of 2100 rostrums from the Upper Hauterivian (Cretaceous deposits of NW Germany and Yorkshire, England.

According to the variate-statistical evaluation of the data gathered, definite phylotic changes are disdernible within the species. All characters measured indicate a definite tendency towards reduction in size. Large-sized, club-shaped specimens are typical for the stratigraphically older beds, delicate and slender-built forms dominate in the upper Upper Hauterivian.

Comparison of the material from England and Germany yielded that three of the varieties described by Swinnerton are limited mainly to the lower Upper Hauterivian of England.

1. EINLEITUNG

Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, die bisher in der neueren Literatur stark vernachlässigte Belemnitengattung Hibolites im Ober-Haupterivium NW-Deutschlands anhand eines umfangreichen, horizontiert gesammelten Materials nach modernen Methoden zu untersuchen, ihre Ontogenie und Phylogenie zu klären und ihre stratigraphische Bedeutung zu erfassen.

Die Anregung zu dieser Arbeit gab mein verehrter Lehrer Herr Prof. Dr. E. MICHAEL, dem ich für stete Unterstützung und zahlreiche Ratschläge danken möchte. Mein besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. Chr. SPAETH (Hamburg) für zahlreiche Diskussionen, Ratschläge und Hinweise zur Bearbeitung des Belemnitenmaterials. Zu ganz besonderem Dank bin ich Herrn Dr. P.F. RAWSON (London, Queen Mary College) verpflichtet, der einen großen Teil meiner Ammoniten bestimmte und mich mehrere Tage in Speeton führte. Den Herren Dr. E. KEMPER (Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe) Prof. Dr. F. SCHMID (Niedersächsisches Landesamt für Bodenforschung) bin ich für kritische Diskussionen und wertvolle Anregungen sehr dankbar. Für einen Abguß des von H.H. SWIN-NERTON aufgestellten Holotypen sei den Herren Dr. H.H. HO-WARTH und D. PHILIPS (London, British Museum, Nat.Hist.) gedankt. Danken möchte ich auch dem Präparator des Instituts für Geologie und Paläontologie, Herrn H. KRIENKE, für die Anfertigung von Dünnschliffen, und meinem Kommilitonen Dipl.-Geol. S. KRÜGER, der mich bei den Geländearbeiten in England unterstützte.

Schwer zugängliche Literatur wurde mir freundlicherweise durch Herrn Dr. J. SORNAY (Paris, Museum National d' Historie Naturelle) und das BRGM (Orléans) zur Verfügung gestellt.

Folgende Herren und Institutionen schulde ich Dank für die zweitweilige Überlassung von Belemniten:

C. Deilmann GmbH, Bentheim, Nieders. Landesamt f. Bodenforschung, Prof.Dr. F. SCHMID, Nieders. Landesmuseum, Dr. H. FRIESE, Dr. H. ROHDE, Herrn N. NORDMEYER (Hannover), Herrn Dr. P.F. RAWSON (London), Herrn Prof. Dr. Chr. SPAETH (Hamburg), Herrn K. WIEDENROTH (Hannover).

2. ERGEBNISSE_BISHERIGER UNTERSUCHUNGEN

In der älteren Literatur (bis etwa 1950) werden häufig drei Artnamen genannt, die die Hiboliten des Hauteriviums kennzeichnen sollen: Belemnites jaculum PHILLIPS, Belemnites subfusiformis RASPAIL und Belemnites pistilliformis BLAINVILLE. In der neueren englischen und deutschen Literatur wird dann der von SWINNERTON, 1937 erstmalig erwähnte neue Artname Hibolites jaculoides benutzt.

BLAINVILLE bildete 1827 unter dem Namen Belemnites naine (in späteren Synonymielisten auf Belemnites minimus BLAIN-VILLE latinisiert) erstmalig Hiboliten aus dem Neokom ab (Taf. V, Fig. 5,6,7). 1829 erwähnte PHILLIPS in der 1. Auflage der "Geology of Yorkshire" einen aus dem Hauterivium von Speeton stammenden Belemniten als Belemnites fusiformis (Taf. III, Fig. 1), in der 2. Auflage, die 1835 erschien, wurde die Abbildung aus der 1. Auflage übernommen, jedoch als Belemnites jaculum bezeichnet. Auch in der 3. Auflage wurde das gleiche Exemplar unter dem Namen Bel. jaculum PHILLIPS abgebildet. Ebenfalls 1829 beschrieb RASPAIL einen

Belemnites subfusiformis aus dem Neokom von Castellande (Basses-Alpes). Die beiden Artnamen wurden in der folgenden Zeit von verschiedenen Autoren verwendet. 1841 behandelte DUVALJOUVE noch einmal die Belemniten des Neokom von Castellane, unter anderem bildete er eine ganze Reihe von Hiboliten des Formenkreises um B. subfusiformis RASPAIL ab. PAVLOW unternahm 1892 eine Revision der Unterkreidebelemniten, durchgeführt an Material von Speeton. PAVLOW hielt die beiden Arten Belemnites subfusiformis RASPAIL und Belemnites jaculum PHILLIPS für synonym und vereinigte sie unter dem Namen Bel. jaculum PHILLIPS.

Nach PAVLOW (1892) sind die beiden Artnamen gleich alt, so daß sie gleichberechtigt nebeneinander stehen. Aus der Synonymieliste geht hervor, daß PAVLOW (1892) nur die 1875 erschienene 3. Auflage der "Geology of Yorkshire", in der der neuere Name B. jaculum PHILIPPS verwendet wird, benutzt hat. Da der Artname Belemnites subfusiformis RASPAIL älter ist als der 1935 erstmalig verwendete Name Belemnites jaculum PHILIPPS, hätte PAVLOW (1892) aus Prioritätsgründen B. subfusiformis als neueren Artnamen wählen müssen. PAVLOW bildete 2 Exemplare (Taf. VII, Fig. 2 u. 3) aus dem tieferen Ober-Hauterivium von Speeton als B. jaculum PHIL-LIPS ab.

Im Jahre 1912 beschrieb SCHWETZOFF erstmalig russische Hiboliten, stellte aber, da er diese Typen für nicht identisch mit Belemnites subfusiformis RASPAIL hielt, eine neue Art, Hibolites jaculiformis, auf, die allerdings von KRIM-HOLZ (1939) B. subfusiformis RASPAIL zugeordnet wurde.

Im deutschen und französischen Raum schlossen sich die Autoren der Auffassung von PAVLOW (1892) z.T. an (z.B. KILIAN 1907). STOLLEY hingegen, der anfänglich ebenfalls Hibolites subfusiformis RASPAIL und Hibolites jaculum PHILLIPS für synonym hielt, bestritt 1935 die Identität der beiden Arten auf das "entschiedenste". Hibolites jaculum PHILIPPS hielt er für einen Vertreter der borealen Unterkreide, Hibolites subfusiformis RASPAIL dagegen für einen mediterranen Typ. Dafür stellte STOLLEY, 1926 eine ganze Reihe von neuen Arten aus: Hibolites neocomiensis, Hibolites aff. neocomiensis, Hibolites aff. neocomiensis var. minuta, Hibolites parvus, Hibolites varians. Da sowohl Abbildungen als auch Beschreibungen fehlen, gelten diese Namen nach den Regeln der Nomenklatur als nomina nuda und müssen nicht berücksichtigt werden.

Der englische Paläontologe SWINNERTON benannte in seiner Monographie der englischen Unterkreidebelemniten (1936 – 1955) den von PAVLOW 1892 abgebildeten Belemnites jaculum PHILIPPS in Hibolites jaculoides um. Als Hauptgrund für diese Umbenennung führte SWINNERTON an, daß der Artname B. jaculum schon 1819 von BIGUET für einen Belemniten verwendet worden sei, der nicht mit der von PHILLIPS abgebildeten Art identisch ist, dieser Name also von PHILLIPS nicht mehr hätte benutzt werden dürfen. (BÜLOW-TRUMMER er-

- 41 -

wähnte in seinem "Fossilium catalogus" (1920) die Art Bel. jaculum allerdings erstmalig 1835). SWINNERTON, der das Originalstück von PHILLIPS nicht finden konnte, benutzte eines der Exemplare, das PAVLOW, 1892 als Belemnites jaculum PHILLIPS abbildete, als Holotypen für seine neue Art (Taf. XIV, Fig. 5 u. 6).

SWINNERTON (1952) führte in seiner Synonymieliste nur Belemnites jaculum PAVLOW auf, er ging also ebenso wie PAVLOW (1892) davon aus, daß die beiden Arten B. jaculum PHILLIPS und B. subfusiformis RASPAIL identisch sind. Allerdings war SWINNERTON im Gegensatz zu PAVLOW bekannt, daß PHILLIPS den Artnamen B. jaculum erst 1835 benutzte, also später als RASPAIL seinen B. subfusiformis benannte, folglich hätte er aus Prioritätsgründen den Artnamen Hibolites subfusiformis RASPAIL wählen müssen.

Neben den Artnamen B. jaculum PHILLIPS und B. subfusiformis RASPAIL werden in der älteren Literatur häufig B. pistilliformis BLAINVILLE und B. pistillirostris PAVLOW genannt. Diese von BLAINVILLE, 1827 zuerst abgebildete Art (Taf. 5, Fir. 14 u. 15) wurde von PAVLOW, 1892 revidiert, da in der Zwischenzeit eine Reihe von Autoren unter dem Namen B. pistilliformis BLAINVILLE unterschiedliche Hiboliten abgebildet hatten.

So beschrieb ORBIGNY in seiner "Paléontologie francaise", die 1840 - 1842 erschien, B. pistilliformis BLAINVILLE und B. subfusiformis RASPAIL (S. 50-54) getrennt, während in dem dazugehörigen Atlas beide Arten unter dem Namen B. pistilliformis BLAINV. vereinigt sind. Während die auf Taf. 6, Fig. 1-4 abgebildeten Formen mit B. pistilliformis BLAINV. identisch sind, entsprechen die auf Taf. 4, Fig. 9-16 dargestellten Formen B. subfusiformis RASPAIL. In seinem Zusatzband 1847 vereinigte ORBIGNY die beiden Formen dann vollständig unter dem Namen B. pistilliformis BLAINV.

Um dieser Verwirrung ein Ende zu bereiten, beschrieb PAVLOW die von BLAINVILLE 1827 abgebildeten Formen unter dem neuen Artnamen B. pistillirostris. Da B. pistilliformis BLAINVILLE und B. pistillirostris PAVLOW synonym sind, muß der von BLAINVILLE vorgeschlagene Artname aus Prioritätsgründen benutzt werden.

3. FUNDPUNKTE UND STRATIGRAPHIE

3.1. EINFÜHRUNG

Da in norddeutschen Sammlungen nur geringe Mengen an horizontiert gesammelten Belemniten der Gattung Hibolites existieren, erwies es sich als notwendig, eigene Aufsammlungen vorzunehmen. Unglücklicherweise wurden in den letzten Jahren die meisten Tongruben, aus denen z.B. STOLLEYs Material stammte, geschlossen und verfüllt.

3.2. SCHICHTFOLGE MOORBERG (vgl. Taf. 7)

3.2.1. Allgemeines

Ausgangspunkt für die Aufsammlungen stellte die Ziegeleitongrube Moorberg bei Sarstedt (TK 25, Sarstedt Nr. 3725, re 35 59 88, h 57 89 55) dar, in der rund 70 m mächtige Schichten des Hauteriviums anstehen. Dies ist die einzige Grube NW-Deutschlands, die ein durchgehendes Profil des Hauteriviums in toniger Fazies bietet.

In neuerer Zeit wurde dies Profil von ZEDLER (1959a) mikropaläontologisch und von BÄHR (1964) makropaläontologisch (Simbirskiten) bearbeitet.

Die in der Grube aufgeschlossenen Serien des Lias und des Doggers (Toarcium bis Bajocium) und der Unterkreide (Unter-Hauterivium bis Ober-Barrêmium; vgl. Abb.1) sind aufgrund ihrer Randlage am Sarstedt-Lehrter Salzstock steilgestellt; sie fallen mit ca. 60° nach NW ein und streichen mit $50^{\circ}-60^{\circ}$. Es konnten mehrere Störungen festgestellt werden, deren Versatzbetrag jedoch nur im Dezimenterbereich liegt. Eine Schichtenrepetition, wie sie BÄHR (1964) beschreibt, wurde nicht beobachtet.

In der Schichtenfolge des Ober-Hauteriviums, die durch Kon-

- 43 -



Abb. 1: Lageplan der Tongrube der Zgl. Moorberg bei Sarstedt

densationshorizonte gekennzeichnet ist, wurden rund 1150 Belemniten der Gattung Hibolites auf 10 cm genau horizontiert gesammelt. Rund 1000 der aus jeweils 20-30 cm mächtigen Horizonten stammenden Rostren ließen sich zu Schichtpopulationen (H1-H8) zusammenfassen, die restlichen 150 Exemplare wurden über das gesamte Profil aufgesammelt. Da aber in Moorberg, bedingt durch Mächtigkeitsreduktionen bzw. Schichtlücken, mit einer Verfälschung des Faunenbildes zu rechnen ist, soll der Begriff Population im folgenden nur in Anführungszeichen zur Anwendung kommen.

Zur genauen stratigraphischen Einstufung der "Populationen" siehe Taf. 7.

Zu Vergleichszwecken wurden 42 von BÄHR horizontiert entnommene Hiboliten herangezogen, nicht berücksichtigt wurde das in der Sammlung des Niedersächsischen Landesamtes für Bodenforschung vorhandene, unhorizontiert gesammelte Material aus der Sammlung PFAFF.

Die in Moorberg anstehenden Serien werden diskordant von ca. 3 m mächtigem Quartär überdeckt.

3.2.2. Ob. Lias: Toarcium

Die ältesten in Moorberg anstehenden Gesteine sind Tone des Toarciums im SE Teil der Grube. Posidonienschiefer (Lias epsilon), der im Sommer 1977 mit ca. 1 m Mächtigkeit erschlossen war, wird von Lias zeta überlagert. Das Toarcium ist fossilarm, im Lias zeta konnten lediglich Dumortieria sp., Lytoceras sp. (frdl. Mitteilung von Herrn K. WIEDENROTH) und Dactyloteuthis sp. gefunden werden. Der Posidonienschiefer weist, halotektonisch bedingt, Deformationen auf, die im höheren Bereich stellenweise zur Überkippung führen.

3.2.3. Unterer Dogger

Der Dogger alpha, der durch Leioceras opalinium (REIN.) belegt ist, konnte mangels Fossilien nicht exakt vom Toarcium getrennt werden. Ins Hangende schließt sich der bis zur discites-Subzone erschlossene Dogger beta an. Neben Übergangsformen zu Ludwigia fand sich Megateuthis gigantea (SCHLOTHEIM), Inoceramus polyplocus (SOWERBY) und Stielglieder von Pentacrinus. Der mitteldunkelgraue Tonstein führt zahlreiche Lagen mit Toneisensteinkonkretionen, die z.T. Cölestin enthalten (BOEK-SCHOTEN 1971),

3.2.4. Unterkreide: Hauterivium

Die biostratigraphische Gliederung des in Moorberg ca. 70 m mächtigen, tonig ausgebildeten Hauteriviums erfolgt z.T. nach der Zonengliederung von KEMPER (1973, 1974, 1975) und RAWSON (1974) (vgl.Tab.1). Im tieferen Ober-Hauterivium konnte diese Gliederung nach Simbirskiten, abgesehen von den Aegocriocerasschichten, bestätigt werden, lediglich in den höheren Zonen ergaben sich aufgrund mnagelnder Ammonitenfunde Schwierigkeiten (vgl. auch KEMPER 1976, S. 58).

3.2.4.1. Unter-Hauterivium

Die Mächtigkeit dieses lithologisch sehr eintönigen Profilabschnitts beträgt 27 m.

amblygonium-Zone:

Die Basis dieser 6,6 m mächtigen Zone bildet ein ca. 50 cm mächtiger Transgressionshorizont, der allerdings stellenweise, infolge halotektonisch bedingter Ausquetschung im Verlauf der Diapirbildung, auf 20-30 cm reduziert ist. Im unteren Bereich dieses brauneisenooidführenden Horizontes sind neben aufgearbeiteten Toneisensteinkonkretionen, Geröllen und Phosphoritknollen Doggerammoniten zu finden (häufig Dorsetensien und Stephanoceraten, solten Sonninien). Die Mächtigkeit dieses unteren Abschnitts des Transgressionshorizontes schwankt zwischen 10 und 20 cm.

Im höheren, tonigen Abschnitt, in dem massenweise Brauneisenooide bis ca. 2 mm Durchmesser auftreten, erscheinen Vertreter der Ammonitengattung Olcostephanus und der Belemnitengattung Acroteuthis, die zwar typisch für das Valanginium sind, allerdings auch noch im Unter-Hauterivium erscheinen (KEMPER 1973). PINCKNEY und RAWSON (1974) erwähnen die Untergattung Boreioteuthis sogar aus C6 von Speeton (= untere speetonensis-Zone). Erst im höchsten Bereich, in dem die Brauneisenooidführung abnimmt, treten die für das Unter-Hauterivium typischen Endemoceraten auf.

Die Macrofossilfunde sprechen also für eine Zuordnung dieses Horizontes zur ablygonium-Zone; zu einem ähnlichen Ergebnis kommt BETTENSTAEDT (frdl. schriftl. Mitteilung) aufgrund einer Untersuchung der Mikrofauna dieses Horizontes (vgl. auch ZEDLER 1959a).

An den Transgressionshorizont schließen 6 m dunkel-mittelgrauen Tons an, der im mitteleren und höheren Bereich häufig Endemoceras amblygonium (NEUMAYR und UHLIG) und Distoloceraten führt.

noricum-Zone:

Sie wird vertreten durch 6 m dunkelgrauen Tonstein mit vereinzelten, 20 - 30 cm mächtigen Lagen helleren Tons. In den unteren 2 m treten häufig Endemoceraten auf: Endemoceras amblygonium (NEUMAYR und UHLIG), E. noricum (ROEMER); außerdem Acanthodiscus vaceki (NEUMAYR und UHLIG), A. bivirgatus WEERTH u.a., häufig Nautiliden, selten Acroteuthis. Darüber folgt eine helle Tonlage mit zahlreichen Bivalven, u.a.:

Exogyra couloni D'ORBIGNY, Oxytoma cornueliana (D'ORBIGNY), Goniomya sp. Im mittleren Bereich der Zone liegen zwei Horizonte mit kleinen, ovalen, bis ca. 3 cm langen hellen Konkretionen mit Resten des Krebses Mecochirus Ornatus (PHILLIPS).

Weder lithologisch noch biostratigraphisch ist die noricum-Zone von der folgenden regale-Zone abzutrennen. THIERMANN (1963) schlägt eine Zweiteilung des Unter-Hauteriviums in amblygoium- und noricum-Zone vor. Aufgrund seiner Untersuchungen in Speeton und einer dort praktikablen Dreiteilung des Unter-Hauteriviums in amblygonium, noricum und regale-Zone überträgt RAWSON (1971b) die regale-Zone auf NW-Deutschland. Er bezeichnet den ammonitenfreien Teil des Profils über der

- 47 -

noricum-Zone als regale Zone, obwohl aus diesem Bereich bisher lediglich ein Vertreter von E. regale (PAVLOW), noch dazu in sehr schlechtem Erhaltungszustand und nur mit Vorbehalt bestimmt, vorliegt. Es wird hier dem Vorschlag RAWSONs gefolgt, obwohl es zum augenblicklichen Zeitpunkt günstiger wäre, die beiden Zonen zusammenzufassen.

regale Zone:

Sie ist mit knapp 15 m karbonatischen Tonsteins die mächtigste Zone des Unter-Hauteriviums. Im unteren Bereich treten mehrere helle, bis 30 cm starke Tonlagen, vereinzelt auch Horizonte mit kleinen Konkretionen auf. Erstmalig erscheinen bioturbate Lagen; es handelt sich um Grabspuren von 0.5 cm Länge, die von Schichtgrenzen ausgehend, ca. 10 cm in das liegende Tonpaket hineinreichen, und häufig durch das überlagernde Sediment gefüllt wurden. Diese Spuren, die als Fukoiden bezeichnet werden, bzw. dem Ichnogenus Chondrites STERNBERG zuzuordnen sind (KEN-NEDY 1967), wurden wahrscheinlich durch Würmer verursacht.

Ca. 3 m über der Untergrenze der Zone folgt eine 40 cm dicke helle Tonlage mit vielen Resten von Mecochirus ornatus (PHILLIPS), die allerdings im Gegensatz zu den Exemplaren in Konkretionen immer zerdrückt sind. Aus dieser Lage stammt auch der tiefste Fund von Hibolites jaculoides SWINNERTON. Im mittleren Teil der Zone liegt eine durchgehende Mergelbank mit Karbonatgehalten bis 58 %. 25 m unter der Grenze zum Ober-Hauterivium findet sich erstmalig ein gehäuftes Vorkommen von Hibolites jaculoides SWINNERTON und Thracia phillipsii ROEMER.

Von besonderer Bedeutung ist das Auftreten von H. jaculoides SWINN. in der regale-Zone, das KEMPER (1973), aufgrund des Fehlens von E. regale (PAVLOW), als indirekten Nachweis für diese Zone anführt. Wie aus Kapitel 9.2. ersichtlich wird, sind die ältesten Hiboliten in NW-Deutschland bereits im Unter-Valanginium zu beobachten.

3.2.4.2. Ober-Hauterivium

Das 43 m mächtige Ober-Hauterivium ist lithologisch und faunistisch weitaus abwechslungsreicher. Typisch ist eine Hell-

- 48 -

Dunkel-Wechsellagerung von Tonstein, wobei die helleren Lagen jeweils max. 50 cm mächtig sind. Auf weitere Farbansprachen, die in hohem Maße vom Verwitterungsgrad, der Durchfeuchtung etc. abhängig sind, wurde verzichtet, da sie nur schwer nachvollziehbar sind.

Aegocriocerasschichten:

Dieser 3,4 m mächtige Abschnitt bildet einen ausgezeichneten biostratigraphisch genau definierten Leithorizont. Ca. 25 cm über dem ersten Massenauftreten von Hibolites jaculoides SWINN. und Thracia phillipsii ROEMER erscheint die Gattung Aegocrioceras plötzlich mit zahlreichen Individuen. In der Regel sind die Innenwindungen zerdrückt, nur Teile der Wohnkammer befinden sich in ihrem ursprünglichen Zustand, häufig mit Schalenresten. Charakteristisch für diesen Bereich ist Thracia phillipsii ROEM., die in solchen Massen auftritt, daß diese Zone schon von weitem als weißes Band zu erkennen ist.

In der älteren Literatur (bis etwa 1970) beginnt das Ober-Hauterivium mit der capricornu-Zone, die dann von KEMPER (1973) als Aegocriocerasschichten und 1974, 1975 als inversum-Zone bezeichnet wird. Im Rahmen einer europäischen Gliederung wurde die für Speeton gültige Gliederung auch auf NW-Deutschland übertragen. Die Simbirskiten, eine boreale Ammonitengruppe, treten nach RAWSON (1971a, 1971b) in Speeton kurz vor dem Auftauchen der ersten Aegocrioceraten mit der Untergattung Speetoniceras auf. Im Bentheimer Raum konnte KEMPER (1973) im Gildehauser Sandstein einige Vertreter dieser ältesten Gruppe der Simbirskiten beobachten, doch sind diese Exemplare nicht genau horizontiert gesammelt (frdl. mdl. Mitteilung Dr. E. KEMPER). In Moorberg setzen die Simbirskiten jedoch erst im concinnusstaffi-Lager direkt über den Aegocriocerasschichten ein. Im Gegensatz zu älteren Autoren konnte kein Überschneiden von Aegocrioceraten und Simbirskiten beobachtet werden, so daß es sinnvoll erscheint, die Bezeichnung inversum-Zone durch Aegocriocerasschichten zu ersetzen. Bei dieser Bezeichnung handelt es sich um einen Sammelnamen, der vor allem die Arten Aego-

- 49 -

hier angewandte Zonengliederung		alte Gliederung (BETTENSTAEDT 1962)	Zonengliederung in Speeton (RAWSON 1971b)		
BARRÊMIUM	Unter	Hoplocrioceras fissicostatum Hoplocrioceras rarocinctum		Crioceras fissicostatum Crioceras rarocinctum	Hoplocrioceras fissicostatum Hoplocrioceras rarocinctum
		Simbirskites (Crasp.) discofalcatus		Crioceras strombecki Neocraspedites	Simbirskites (Crasp.) variabilis Simbirskites (S.) marginatus
HAUTERIVIUM er Ober	Ober	Simbirskites (Crasp.) gottschei		tenuis Crioceras seeleyi	Simbirskites (Crasp.) gottschei
	•	Simbirskites (Mil.) staffi	ihmensis staffi	Crioceras hildesiense	Simbirskites (Mil.) speetonensis
		Aegocrioceras- schichten		Crioceras capricornu	Simbirskites (Speet.) inversum
		Endemoceras regale Endemoceras noricum Endemoceras amblygonium		Acanthodiscus bivirgatus	Endemoceras regale
	er			Lyticoceras	Endemoceras noricum
	Unt			noricum	Endemoceras amblygonium

Zonengliederung des Hauteriviums und Unter-Barrêmiums in NW-Deutschland und NE-England. :-Tab.

- 50 -

crioceras bicarinatum (YOUNG und BIRD), A. quadratum (CRICK), A. semiculatum (ROEMER), A. compressum RAWSON, A. raricostatum (PHILLIPS) und A.spathi RAWSON umfasst, die früher nicht exakt unterschieden und häufig als A. capricornu (ROEMER) bezeichnet wurden. Allerdings sind die capricornu-Zone und die Aegocriocerasschichten in ihrer stratigraphischen Reichweite nicht identisch, da, nach Meinung der älteren Bearbeiter, die capricornu-Zone noch das Einsetzen der ersten Simbirskiten erfaßt, während nach den vorliegenden Geländebefunden keine Überschneidung existiert.

Nach IMMEL (im Druck) gehören die früher leitenden Ammoniten der seeleyi-Gruppe, die z.T. ebenfalls zu Aegocrioceras gestellt wurden, der Gattung Crioceratites an. Die Aegocrioceraten sind somit auf das unterste Ober-Hauterivium beschränkt.

Einem ganz neuen Gliederungsvorschlag zufolge (KEMPER, RAWSON, THIEULOY im Druck) soll die Untergrenze Ober-Hauterivium in Deutschland und England in den höheren Teil der inversum-Zone dieser Autoren gelegt werden. Im höchsten Teil dieser Zone erscheint nach RAWSON (mdl. Mitteilung) Crioceratites hildesiensis (KOENEN) (Speeton ab C7A). Das Erstauftreten dieser mediterranen Ammonitengattung soll die neue Basis des Ober-Hauteriviums markieren. Unverständlich ist in diesem Zusammenhang allerdings, daß einerseits Wert auf eine Gliederung mit Hilfe einer Gattung gelegt wird (Ober-Hauterivium nach Simbirskiten, Unter-Hauterivium nach Endemoceraten), andererseits aber orthostratigraphisch nicht mehr leitende Gattungen zur Grenzziehung herangezogen werden.

In der vorliegenden Arbeit wird der regionalen, nach verschiedenen Gattungen benannten, aber anwendbaren Zonenfolge gegenüber der internationalen, auf der Entwicklung einer Ammonitengattung beruhenden Gliederung, der Vorzug gegeben (vgl. Tab. 1).

Die "Population"H1 stammt aus dem tieferen Bereich der Aegocriocerasschichten.

- 51 -

staffi-Zone:

Im höheren Bereich der ca. 8 m mächtigen Zone findet sich eine Wechselfolge heller und dunkler Tonsteinlagen, z.T. mit Fukoiden. Die untersten 20 cm, die durch gehäuftes Auftreten kleiner pyritisierter Simbirskitenprägesteinkerne gekennzeichnet sind, werden als concinnus-staffi-Lager benannt. Hier erstmalig Auftreten von Simbirskiten mit S. (Milanowskia) staffi WEDEKIND, S. (Milanowskia) concinnus (PHILLIPS) und S. (M.) decheni (ROEMER). Diesem Lager entspricht die "Population" H3. Etwa 4,3 m über der Untergrenze der staffi-Zone liegt direkt über einer hellen Tonbank, die stellenweise auch stärker mergelig ausgebildet ist, ein weiteres Massenvorkommen von Simbirskiten: das ihmensis-Lager. In diesem Horizont konnte eine große Anzahl von Simbirskiten geborgen werden: S. (Simbirskites) decheni cf. var. kelleri BÄHR, S. (S.) aff. decheni BÄHR, S. (S.) decheni decheni BÄHR, S. (Milanowskia) cf. ihmensis BÄHR, S. (M.) aff. speetonensis (YOUNG und BIRD). Ähnlich wie in dem tieferen Simbirskitenlager handelt es sich um Pyritprägesteinkerne. mit Schalenresten bis max. 2,5 cm Durchmesser. Auch größere Exemplare, die jedoch immer zerdrückt waren, wurden gefunden. Der untere Bereich dieses Horizontes wird stellenweise durch eine Schillage gekennzeichnet, in der sich häufig zu Nestern angereicherte Hiboliten finden. Im gesamten Grubenbereich ist diese Lage nicht gleichmäßig reich an Simbirskiten, vielmehr sind diese stellenweise angereichert; möglicherweise handelt es sich bei dem ihmensis-Lager um einen Kondensationshorizont.

Ca. 2 m unter dem ihmensis-Lager liegt die Grenze hildesienseseeleyi-Zone nach der herkömmlichen Gliederung. Aus diesem Bereich sind tiefste Exemplare von Crioceratites ?seeleyi (NEUMANN und UHLIG) und Crioceratites ?koeneni SPATH bekannt. Im tieferen Bereich der staffi-Zone, ca 50 cm über den Aegocriocerasschichten, konnte Crioceratites hildesiensis (KOENEN) gefunden werden. Etwa 2,8 m über dem ihmensis-Lager liegt die Grenze der staffi-Zone zur gottschei-Zone. gottschei-Zone:

Die 19 m mächtigen Tonsteine dieser Zone umfassen den oberen Teil der hildesiense-Zone und nahezu die gesamte tenuis-Zone i. S. der veralteten Gliederung. Kennzeichnend ist eine intensive Hell-Dunkelwechsellagerung, die sich häufig durch Bioturbation auszeichnet. Die Fukoide sind meist auf 10 cm starke Lagen beschränkt. Bemerkenswert ist im höheren Teil der Zone eine ca. 50 cm mächtige glaukonitreiche Lage, die einen guten Leithorizont darstellt.

Ca. 60 cm über der Basis wurden mehrere gut erhaltene Simbirskiten (S. (Craspedodiscus) kayseri (NEUMAYR und UHLIG)) gefunden. Dieser Lage entstammt die "Population" H4. Über die gesamte Zone konnten mehrere Simbirskiten der Art S. (Craspedodiscus) gottschei (KOENEN) geborgen werden. Vor allem im höheren Teil der Zone traten große, schlecht erhaltene Exemplare von S. (Craspedodiscus) gottschei extremus WEDEKIND und S. (Craspedodiscus) gottschei weerthi (KOENEN) auf. Neben der Massenform Thracia phillipsii ROEM. erscheinen großwüchsige Bivalven: Camptonectus sinctus (SOWERBY). Rotularia phillipsii (ROEMER) tritt in Moorberg bereits im tieferen Unter-Hauterivium auf, jedoch erst in der gottschei-Zone wird diese Form häufig. Daneben weitere Lamellibranchiaten und Gastropoden.

Etwa 3,8 m unter dem Glaukonithorizont wurde die "Population" H7 aus einem 20 cm mächtigen Horizont gesammelt. Auffallend war in diesem Falle, daß die Bruchstücke der einzelnen Rostren z.T. mehrere Zentimeter voneinander entfernt lagen. Der Bewuchs mit Serpeln und Austern, der auf zahlreichen Exemplaren anzutreffen war, weist auf eine Funktion der Rostren als Pseudohartgrund hin. Außerdem zeigen die Rostren in dieser Lage extrem häufig allseitige Anbohrungsspuren von Serpeln und Phoroniden. Die Geländebefunde sprechen in diesem Fall für eine Sedimentationslücke bzw. für eine Aufarbeitung.

Auch stark glaukonitische Lagen geben häufig Anlaß zu der Vermutung, daß es sich um Aufarbeitungshorizonte handelt. In dem Glaukonithorizont der höchsten gottschei-Zone hingegen liegen die Rostren relativ häufig mit der sehr umlagerungsempfindlichen Alveole vor, so daß in diesem Fall der Glaukonit keine Aufarbeitung anzudeuten scheint. Aus dem Glaukonithorizont stammt die "Population" H8.

Aufgrund mangelnder Simbirskitenfunde konnte die Hangendgrenze der gottschei-Zone nur mit Vorbehalt gezogen werden.

discofalcatus-Zone:

Für den unteren Teil dieserca. 9,7 m mächtigen Zone ist eine Hell-Dunkel-Wechsellagerung typisch, die im höheren Teil in eintönigen mittel-dunkelgrauen Tonstein übergeht. Gleichzeitig verschwinden die bioturbaten Lagen, die in ihrer Erkennbarkeit offensichtlich an eine dichte Folge dunkler und heller Tonlagen gebunden sind. Die im höheren Bereich einer dunklen Lage angelegten Fukoiden sind durch das helle Material der darüberliegenden Bank verfüllt; die Spuren, die in dieser hellen Bank zu beobachten sind, wurden wiederum durch den dunkleren Ton der folgenden Lage verfüllt.

Die Abgrenzung dieser Zone zum Hangenden und Liegenden ist schwierig, da das Zonenleitfossil Simbirskites (Craspedodiscus) discofalcatus (LAHUSEN) nur extrem selten auftritt. In diesem Fall erfolgte die Abgrenzung nach dem Letzt- bzw. Erstauftreten der Leitformen der gottschei- und der rarocinctum-Zone.

3.2.5. Unterkreide:Barrêmium

Bis etwa 1972 war die Gesamtfolge des Barrêmiums in Moorberg im N-Teil der Grube gut erschlossen. Ab 1973 erfolgte eine Verfüllung mit Bauschutt, so daß im Sommer 1977 nur noch das Unter-Barrêmium aufgenommen werden konnte.

3.2.5.1. Unter-Barrêmium

Lithologisch bestehen keine Unterschiede zum Hauterivium, lediglich der Blätterton, ein ausgezeichneter Leithorizont, stellt einen abweichenden Gesteinstyp dar.

- 54 -

rarocinctum-Zone:

Die rarocinctum-Zone (Mächtigkeit ca. 10 m) ist durch das Auftreten der Gattung Hoplocrioceras gekennzeichnet, die allerdings nur im mittleren und höheren Teil gefunden wurde. (Nach IMMEL (im Druck) sind die Vertreter dieses Formenkreises zur Gattung Crioceratites zu stellen.)

Entscheidend für die Grenzziehung war das Auftreten neuer Belemnitengattungen und -arten. Während STOLLEY (1925) die rarocinctum-Zone mit dem Erstauftreten von Oxyteuthis pugio STOLLEY beginnen läßt, wurde hier die für das Barrêmium typische kleinwüchsige Belemnitenart Hibolites aff. minutus SWINNERTON zur Grenzziehung herangezogen. Als stratigraphische Reichweite dieser in der Literatur sehr vernachlässigten Belemnitenart wird von STOLLEY (1926) Mittel-Barrêmium bis Unter-Aptium angegeben. Nach SWINNERTON (1936) tritt diese Form nur in den Sutterby-Marls (=ewaldi-Mergel des Unter-Aptiums) auf. Nach den Geländebefunden erscheint diese Form jedoch bereits im tieferen Unter-Barrêmium. Sicherlich bedarf dieser Formenkreis einer Revision, doch kann zu diesem Zeitpunkt gesagt werden, daß sich Hibolites aff. minutus SWINNERTON eher zu einer Grenzziehung eignet als die Gattung Oxyteuthis.

Im höheren Teil der Zone tritt wieder eine intensive Hell-Dunkelrhythmik, verknüpft mit Fukoiden auf.

fissicostatum-Zone:

Die fissicostatum-Zone beginnt dicht unterhalb des Blättertons, möglicherweise fallen auch beide Untergrenzen zusammen. Die Hangendgrenze des Blättertons entspricht der der fissicostatum-Zone, also der Grenze Unter-Mittel-Barrêmium. Die fissicostatum-Zone ist also im wesentlichen mit dem 5,6 m mächtigen Blätterton identisch. Die Bildung des "Hauptblättertons" des Unter-Barrêmiums erfolgte synchron. Auch in Roklum und anderen Aufschlüssen NW-Deutschlands wird dieser Gesteinstyp in die fissicostatum-Zone eingeordnet.

Das feingeschichtete, blättrig aufspaltende Sediment entstand unter anaeroben Bedingungen, benthonische Fossilien fehlen fast völlig. Bei den feinen Lamellen handelt es sich um helle, kalkreiche Partien wechsellagernd mit dunklen Lagen. Die hellen Lamellen bestehen aus Coccolithophoriden (MICHAEL 1974). Nektonische Reste treten häufig auf; Fischreste (Schuppen, Wirbel, Zähne), Saurierreste (Rippen), Oxyteuthiden, Aulacoteuthiden, Hibolites aff. minutus SWINNERTON, "Hoplocrioceraten". Außerdem: Pinna pyramidalis MÜNSTER, Rotularia phillipsii (ROEMER), weiterhin Pflanzenreste. Eine genaue Bestimmung der Barrêmium-Belemniten und eine Überprüfung der STOLLEYschen Vertikalreichweiten soll hier nicht erfolgen, da eine Neubearbeitung dieser Gruppe geplant ist.

3.3. SCHICHTFOLGE SPEETON

Ein zweites umfassendes Profil bietet der Speeton Clay, der in einem ca. 1,5 km langen Küstenabschnitt am südlichen Ende der Filey Bay in Yorkshire (England) aufgeschlossen ist. Über Tonen des Kimmeridgiums, die im östlichen Teil des Profils anstehen, liegt transgressiv die gesamte Unterkreideschichtfolge vom Berriasium bis zum Albium, allerdings sind Kondensationshorizonte und Schichtlücken sehr häufig, so daß nur das Hauterivium annähernd vollständig ist (vgl. Abb. 2). Bereits in den 80er- und 90er Jahren des letzten Jahrhunderts bearbeitete LAMPLUGH die Schichtenfolge von Speeton intensiv und gliederte sie nach den Belemniten von oben nach unten in A (=Neohibolites)-beds, B (=Oxyteuthis)-beds, C (=Hibolites)beds und D (=Acroteuthis)-beds. Diese Gliederung wurde in den letzten Jahren nach lithologischen Gesichtspunkten extrem verfeinert, so daß heute eine feinstratigraphische Gliederung existiert, die ein relativ müheloses horizontiertes Sammeln ermöglicht. Im Gegensatz zu dem üblichen Schema erfolgt hier eine Gliederung vom Hangenden zum Liegenden. Die biostratigraphische Zonierung des Ober-Hauteriviums wird mit Hilfe von Simbirskiten, die in den letzten Jahren neu bearbeitet wurden (RAWSON 1971a, 1971b), durchgeführt. Die Zonenbezeichnungen und ihre stratigraphischen Reichweiten unterscheiden sich von den in NW-Deutschland üblichen, eine Korrelation ermöglicht Tab. 1 und Taf. 7.



Abb.2: Lageplan des Speetonprofils. Nach NEALE (1974). A = Neohibolites-Beds, B = Oxyteuthis-Beds, C = Hibolites-Beds, D = Acroteuthis-Beds.

Das Profil von Speeton ist lithologisch weitaus abwechslungsreicher als das von Moorberg. Der hell-, mittel- oder dunkelgraue Tonstein führt mehrere Konkretionslagen. Einige, braun verwitternde Tonlagen enthalten viel Siderit, sehr untergeordnet auch Quarz, Pyrit, Glaukonit, Hämatit und Limonit. Gute Leithorizonte bilden die zahlreichen Glaukonitlagen; auch Bioturbationshorizonte treten auf (FLETCHER 1969).

Im "bed" D2D (=amblygonium-Zone) erscheinen erste Endemoceraten, die für unterstes Hauterivium sprechen; D1 stellt einen Kondensationshorizont dar, in dem E. amblygonium (NEUMAYER und UHLIG) und E. noricum (ROEMER) nebeneinander auftreten. C11-C8 sind gekennzeichnet durch E. regale (PAVLOW). Die Schichtenfolge des Unter-Hauteriviums ist ca. 9 m mächtig.

"Bed" C7 (=inversum-Zone, Mächtigkeit ca. 2,9 m) entspricht den Aegocriocerasschichten. Die ersten Aegocrioceraten treten in Horizont C7G auf, während die ersten Simbirskiten (S. (Spitidiscus) inflatiformis SPATH) bereits in C7H erscheinen. Die speetonensis-Zone (12.9 m) wird durch "bed" C6 und C5 vertreten. An der Basis der speetonensis-Zone liegt ein Horizont mit reicher Simbirskitenfauna, der gleichalt mit dem concinnusstaffi-Lager von Moorberg ist. Der 9,5 m mächtigen gottschei-Zone entspricht C4, die marginatus-Zone (13,6 m) reicht von C3 bis C2D, die variabilis-Zone (2,5 m) schließlich umfasst C2D bis LB5E (zusammengestellt nach FLETCHER 1969 und RAWSON 1971b). Die Gesamtmächtigkeit des Ober-Hauteriviums beträgt 31,4 m.

Im Ober-Hauterivium wurden 235 Rostren in 3 verschiedenen, jeweils 20 cm mächtigen Horizonten gesammelt (C7E wurde aufgrund eines ca. 2 cm starken Pyritbändchens in einen unteren und einen oberen Teil untergliedert). Weiterhin standen 42 über das gesamte Profil horizontiert gesammelte Exemplare aus der Sammlung RAWSON zur Verfügung.

Von diesen "Populationen" wurden 2 (C7E= mittlere inversum-Zone und C2E= hohe marginatus-Zone) für statistische Zwecke ausgewertet. In dem glaukonitreichen "bed" C2D (= höchste marginatus-Zone) weisen die meist mehrmals zerbrochenen Rostren intensive Abrollungs- und Bohrspuren (Verursacher: Serpeln und Phoroniden) auf, die auf Sedimentationsunterbrechung und Umlagerung hinweisen.

3.4. ÜBRIGE AUFSCHLÜSSE

Neben dem Material aus den beiden oben beschriebenen Profilen standen mehrere hundert Rostren aus inzwischen nicht mehr zugänglichen Aufschlüssen zur Verfügung, die teils aus eigenen Aufsammlungen, teils aus dem Niedersächsischen Landesamt für Bodenforschung, Hannover, oder dem Niedersächsischen Landesmuseum Hannover stammen.

Aus der inzwischen aufgelassenen Tongrube Stöcken (TK 25, Stöcken Nr. 3523, re 35 45 45, h 58 77 50) lagen 326 von Herrn Prof. Dr. E. MICHAEL aufgesammelte Rostren vor, weitere 79 Exemplare stellte Herr N. NORDMEYER zur Verfügung. Bei den vermessenen Exemplaren handelt es sich um horizontiert gesammelte Rostren der unteren seeleyi-Zone (= staffi-Zone nach der neuen Gliederung). Die restlichen Stücke, die nicht horizontiert gesammelt worden waren, wurden zu Vergleichszwecken herangezogen. In Stöcken standen ca. 11 m mächtige mergelige Tonsteine der hildesiense- und seeleyi-Zone an (BÄHR 1964).

Aus der ehemaligen Sammlung PFAFF im N.L.f.B. konnten durch freundliche Vermittlung von Herrn Prof. Dr. F. SCHMID 156 Rostren, die aus der inzwischen verfüllten Tongrube Ihme (TK 25, Hannover Nr. 3624, ca. re 35 46 78, h 57 97 65) stammen, vermessen werden. In dieser Grube standen Tonsteine der regale-Zone und der Aegocriocerasschichten an.

Berücksichtigt wurden auch 20, beim Abteufen des Schachtes Konrad 1 (TK 25, Barum Nr. 3828, re 35 96 02, h 57 84 27) horizontiert gesammelte Exemplare (Sammlung N.L.f.B.).

Im Januar 1976 waren im Kanaleinschnitt bei Niedernwöhren (TK 25, Wiedensahl Nr. 3620, re 35 09 17, h 58 03 27) rund 6 m Aegoriocerasschichten mit zahlreichen Exemplaren von Aegorioceras quadratum (CRICK) aufgeschlossen. In dem schwarzgrauen, bröckelig zerfallenden Tonstein, in den zahlreiche Lagen mit kopfgroßen Konkretionen eingeschaltet sind, fanden sich neben Thracia phillipsii ROEMER, Mecochirus ornatus (PHILLIPS) auch einige Hiboliten.



Abb. 3: Übersichtskarte der Fundpunkte des bearbeiteten Hiboliten-Materials. Die Zahlen in Kreisen entsprechen den Profilnummern in Abb. 2. 1 = Moorberg, 2 = Speeton, 3 = Stöcken, 4 = Ihme, 5 = Schacht Konrad 1, 6 = Niedernwöhren, 7 = Bückeburg/Jetenburg, 8 = Helgoland, 9 = Gronau/Westf.

In der Sammlung des Niedersächsischen Landesmuseums befanden sich 2 Exemplare aus der Ziegeleitongrube Jetenburg (TK 25, Bückeburg Nr. 3720, re 35 04 42, h 57 92 75), in der nach KEMPER (1961) Tonsteine der höheren Platylenticerasschichten und der tiefen Polyptychitenschichten abgebaut wurden. Bearbeitet wurden einige von Herrn Prof. Dr. SPAETH freundlicherweise zur Verfügung gestellte Rostren. Obwohl vor Helgoland sehr viele Hiboliten gewonnen wurden, konnten diese nicht berücksichtigt werden, da es sich um unhorizontierte Stücke handelt.

Weiterhin konnten 3 Exemplare aus dem Unter-Valanginium von Gronau (Westfalen) (TK 25, Gronau Nr. 3708, re 25 68 75, h 57 88 30) vermessen werden (Sammlung des Niedersächsischen Landesmuseums).

	Profil-Nr.	Θ	\odot	\odot	9	0	en(6)	Ø	0	0
USTUFE	Ammoniten-Zone	Moorberg	Speeton	Stöcken	lhme	Konrad I	Niedernwöhr	Jetenburg	Helgoland	Gronau
Σ	discofalcatus-Z.	1				1			1	
SIVIL	gottschei-Z.	1	1 1 1 1 1 1	.	1		B i		I I	
JTEF	staffi-Z.	I.							I I	
HAI	Aegocriocerassch.								1	
i,<	regale-Z.	1 1	1						!?	
ER- TER	noricum-Z.		i							
UNT HAU	amblygonium-Z.		1							
OBER-VALANGINIUM			1					1		
UNTE	R-VALANGINIUM		1 ?					1		

Abb. 4: Übersichtstabelle zur Stratigraphie der Aufschlüsse in Abb. 3. Schwarze Säule: Stratigraphischer Bereich des Profils, gestrichelte Linie: Hiboliten-Führung.

Eine Reichweitenübersicht der bearbeiteten Aufschlüsse und deren Hibolitenführung sowie die Lage der bearbeiteten Profile sind aus Abb. 3 und 4 ersichtlich.

Die Gesamtzahl der Rostren, die bei der Bearbeitung berücksichtigt wurden, betrug 2100 Exemplare.

ERHALTUNG DER ROSTREN

Alle in Moorberg und Speeton gefundenen Rostren zeigen in der Regel 3 - 5 Querbrüche, die postmortal nach Einbettung des Tieres im Sediment eintraten. Die immer mehr oder weniger deutlich konvex oder konkav gewölbten Bruchflächen weisen mitunter sehr feine dünne, sekundär gebildete Calcitbeschläge auf, teilweise sind auch dünne Tonhäutchen zu beobachten. In Moorberg sind die Schichten, bedingt durch halokinetische Vorgänge, stark beansprucht. Wahrscheinlich zerbrach ein Teil der starren Belemnitenrostren bei der Steilstellung der Unter-Kreideschichten, allerdings dürfte der größte Teil der Rostren bei der Bergung in mehrere Stücke zerfallen sein.

In Speeton liegen die Verhältnisse ähnlich: die inkompetenten Serien sind infolge von "landslips" und Störungen z.T. intensiv gefaltet, die Rostren in diesen Serien zerbrochen. Aus den Aufschlüssen von Ihme und Stöcken hingegen, die eine relativ ungestörte Schichtenlagerung zeigten, liegen zahlreiche Belemnitenrostren vor, die nicht zerbrochen sind. Allerdings handelt es sich bei letzteren z.T. um Lesestücke, während die Exemplare aus Moorberg und Speeton direkt aus dem anstehenden Ton entnommen wurden.

In einigen Fällen lagen die Bruchstücke mehrere Millimeter auseinander, waren jedoch durch faserigen Calcit miteinander verbunden. Hierbei handelt es sich um sekundären, im Laufe der Diagenese ausgefällten Calcit. Diese Erscheinung tritt horizontgebunden auf.

Nur ein ganz geringer Prozentsatz der bearbeiteten Hiboliten liegt mit Protokonch vor, so daß eine Vermessung der Apikallänge meist unmöglich war. Da die geringsten Durchmesser in der Höhe des Protokonchs liegen, blätterte die Alveolarregion

- 62 -

infolge von Abrollung und Korrosion meist vollständig ab, so daß dieser Teil häufig sekundär zugespitzt erscheint. Bemerkenswert ist, daß die mit Protokonch erhaltenen Hiboliten an gewisse Horizonte gebunden sind. Eine Einregelung der Rostren im Sediment konnte nicht beobachtet werden, allerdings traten nie senkrecht zur Schichtung eingebettete Exemplare auf, wie es z.B. bei Aulacoteuthis im "Hauptblätterton" des Unter-Barrêmiums recht häufig der Fall ist. Bemerkenswert erscheint, daß die Rostrenfarbe in einer gewissen Abhängigkeit von der des Sediments steht. Im Gegensatz zu den hellgrauen Rostren von Moorberg und Speeton zeichnen sich die in Niedernwöhren in einem dunklen bis schwarzen Ton gefundenen Exemplare durch eine intensiv dunkel gefärbte Oberfläche aus.

5. UNTERSUCHUNGSMETHODEN

5.1 MESSVERFAHREN

Die äußere Form des Belemnitenrostrums zeigt eine Reihe von Merkmalen, die vermessen werden können. D max = maximale Dicke (dorsoventral) B max = maximale Breite (lateral) α₁1 = Apikalwinkel (lateral)

An dorsoventral aufgespaltenen Exemplaren und photographisch vergrößerten Dünnschliffen können folgende Merkmale vermessen werden: Septenabstände Alveolarwinkel maximale Dicke einzelner Wachstumsstadien Apikallänge einzelner Wachstumsstadien Apikalwinkel einzelner Wachstumsstadien.

Die Bezeichnung der einzelnen Merkmale erfolgte nach SPAETH (1971a). Die maximale Breite und maximale Dicke wurden mit einer Schublehre auf 0,05 mm genau vermessen. Da der absolute Fehler der Einzelmessungen bei verschieden "alten" Exemplaren gleich bleibt, wird der relative Fehler des Verhältnisses D max/B max bei kleinen Exemplaren bis zu 6 % ansteigen, bei "adulten" Exemplaren beträgt er maximal 2 %.

Lateralansicht



Abb. 5: Schematische Darstellung eines Belemniten und der Rostrumelemente und -abmessungen.

Um die Größe der Apikalwinkel zu erfassen, wurden Kontaktabzüge hergestellt, indem die Rostren dorsoventral orientiert auf Photopapier gelegt und belichtet wurden. Da das vom Vergrößerungsgerät ausgehende Streulicht einen gewissen Fehler bedingt, erwies es sich als sinnvoll, die Rostren jeweils einzeln zentral auf das Photopapier zu legen. Anschließend konnte an diesen Abzügen durch das Anlegen von sich im Apex schneidenden Tangenten an die Apexflanken der Apikalwinkel mit einem Winkelmesser ermittelt werden. Da sich jedoch bei Kontrollmessungen beträchtliche Fehler ergaben, war eine Verfeinerung dieses Verfahrens notwendig. Auf die durch den zentral liegenden Apex verlaufende Mittelachse wurde ein Festbetrag von 1 cm zum Apex aufgetragen, von diesem Punkt Tangenten an die Apikalflanken angelegt und der Winkel vermessen.

Aus Abb. 5 sind die vermessenen Merkmale und die benutzten Rostrenbezeichnungen zu ersehen.

5.2. DÜNNSCHLIFFE

Um die Ontogenie einzelner Rostren zu erfassen, war es erforderlich, eine Reihe von Dünnschliffen anzufertigen.

Die meist mehrfach gebrochenen Hiboliten wurden - beschriftet und mit markierter Ventralseite - in transparenten Araldit eingegossen, in einzelne Kunststoffblöckchen voneinander getrennt und dorsoventral längsgeschnitten. Nach Glättung der Schnittflächen mit Schliffpulver Nr. 1000 wurden die Anschliffe auf einen Objektträger aufgeklebt, auf ca. 1 mm Stärke abgesägt und auf Dicken zwischen 0,5 und 0,3 mm heruntergeschliffen (vgl. auch STURZ-KÖWING 1960, SPAETH 1971a, SCHUMANN 1974).

Die Dünnschliffe konnten nun in die Bühne eines SW-Vergrößerungsgerätes eingelegt werden, um Vergrößerungen (meist 5-fach) anzufertigen. Diese Vergrößerungen eignen sich ausgezeichnet zum Vermessen der Apikallängen, maximalen Dicken und Apikalwinkel (α_1) einzelner Wachstumsstadien. Bei gut erhaltenen Dünnschliffen bestand die Möglichkeit, die Septenabstände und die Alveolarwinkel unter dem Binokular bzw. Polarisationsmikroskop zu vermessen.

5.3. DARSTELLUNGSMETHODEN

Um das Verhalten gewisser Merkmale im Laufe der Ontogenie und Phylogenie zu erfassen, wurden die üblichen Darstellungsmethoden verwandt, die z.B. ERNST (1964) eingehend behandelt. Folgende Merkmalskombinationen wurden dabei betrachtet:

$\frac{D \max}{B \max} = \frac{\max}{\max}$	<u>kimale Dicke</u> ximale Breite				
tg $a_1^{1/2}$ -	Apikalwinkel	(a ₁	lateral	•	0,5
B max	maximale Brei	lte			

Die Verhältniswerte, bei denen ontogenetisch bedingte Einflüsse durch eine Kombination zweier ontogenetisch abhängiger Merkmale ausscheiden, wurden zumeist in Form von Variationspolygonen dargestellt, in denen die einzelnen Klassenfrequenzen der entsprechenden "Population" prozentual dargestellt wurden. Die arithmetischen Mittel der einzelnen "Populationen" wurden als Kreis auf der Polygonbasis gekennzeichnet und senkrecht über der Grundlinie eingetragen.

Die einzelnen Mittelwerte ergeben miteinander verbunden Evolutionskurven. Diese Diagramme liefern, in ihrer stratigraphischen Abfolge angeordnet, einen guten Überblick über die Phylogenie; allerdings gibt die Biozonenordinate nicht die wahren Mächtigkeiten wieder (vgl. Abb. 16, 17, 19 - 22). Eine weitere Darstellungsart für diese Merkmalskombinationen bieten Punktdiagramme (vgl. Abb. 10, 15).

Die maximale Breite wurde zusätzlich in Säulendiagrammen einzeln dargestellt, da bei Merkmalskombinationen beide Merkmale sich häufig in die gleiche Richtung entwickeln (vgl. Abb. 18).

Zur Darstellung von Dünnschliffuntersuchungen ergeben sich zwei Darstellungsmöglichkeiten: Wachstumskurven (vgl. Abb. 13) Apikalkurven (vgl. Abb. 12, 14)

In den Wachstumskurven kommen die vermessenen Größen (Apikallänge, maximale Dicke) der einzelnen Anwachsstreifen eines Individuums zur Abbildung, während die Apikalwinkelkurven die Zu- bzw. Abnahme des Spitzenwinkels eines Exemplars zeigen (vgl. SPAETH 1971a).

5.4. ABGUSSE

Da von einer Reihe von Rostren Dünnschliffe angefertigt wurden, erwies es sich als notwendig, vorher einige Abgüsse anzufertigen, um die Gesamtform der Rostren zu erhalten. Die Gußform (meist ein Sammlungsschächtelchen), in die ein an einem Draht befestigtes, frei bewegliches Rostrum gehängt wurde, konnte mit Silikonkautschuk (RTV-M 400) gefüllt werden. Nach dem Vulkanisieren des Kautschuks wurde die Form aufgeschnitten, das Original herausgenommen und die Schnittflächen zusammengeheftet. Als Abgußmittel eignen sich Gips oder Kunststoff (Lekutherm E), der mit Erdfarben angerührt wurde.

6. MORPHOLOGIE UND ANATOMIE

6.1. ROSTRUM

Wie sich an Längsschliffen und dorsoventral gespaltenen Exemplaren zeigt, baut sich das Rostrum aus ineinander gesteckten Calcittüten auf (Tafel 4, Fig. 3-5).

Diese Anwachslagen sind im Dünnschliff gut zu erkennen, da in unregelmäßigen Abständen helle und dunkle Calcitlagen (in denen mehr organisches Material angereichert ist) wechseln. Senkrecht zu den Anwachslagen stehen grobe Calcit-"Prismen", die von der Apikallinie zur Oberfläche des Rostrums durchlaufen. Aufgrund rasterelektronenmikroskopischer Untersuchungen nahm SPAETH (1971b, 1973, 1975) an, daß das Belemnitenrostrum ursprünglich schwammartig aufgebaut war, wobei die Primärporositäten bei mindestens 20 Volumenprozent gelegen haben sollen. Noch während der Lebenszeit der Tiere erfolgte eine Einlagerung von organischer Substanz, hauptsächlich wurde aber das poröse Lamellengefüge postmortal durch sekundäre Calcitausscheidungen ausgefüllt. HÜCKEL und HEMLEBEN (1976), die mit Hilfe von Spurenelement-Verschiebungen die ursprüngliche Rostrenstruktur zu klären versuchten, kamen bei guterhaltenen Exemplaren aus tonigen Schichten zu ähnlichen Ergebnissen.

Der Versuch, Aragonit mit Hilfe von Röntgenaufnahmen (Pulveraufnahmen mit dem Diffraktometer) nachzuweisen, führte zu dem Ergebnis, daß die Rostren ca. 3 - 5 % reinen Quarz enthalten. Um hierbei Verunreinigungen durch anhaftendes Sediment auszuschließen, wurden die Proben z.T. aus dem Inneren des Rostrums entnommen. In einem Schliff von ca. 10 μ Dicke konnten kleine Quarzflecken mit einem durchschnittlichen Durchmesser von 1 - 2 μ , selten 3 - 4 μ , in keinem Fall größer als 5 μ beobachtet werden. Zur Kontrolle wurden Diffraktometeraufnahmen eines oberkretazischen Belemniten (Belemnitella mucronata (SCHLOTHEIM), Fundort: Misburg, Germania IV, S-Wand, Ober-Campanium) angefertigt, die ebenfalls Quarzgehalte zeigen.

Da ein primärer Einbau des Quarzes oder einer Quarzmodifikation in das ursprüngliche Skelett der Belemniten unwahrscheinlich erscheint, erfolgte die Zufuhr möglicherweise diagenetisch, wobei die Kieselsäure durch Drucklösung aus den Tonen mobilisiert worden sein könnte.

(Die Auswertung der Röntgenaufnahmen übernahm freundlicherweise Frau Dr. E. DENEKE).

6.1.1. Bautypen des Rostrums

CHRISTENSEN (1925) erkannte 3 Grundbautypen der Belemnitenrostren, die von SCHUMANN (1974) und SPAETH (1971a) übernommen wurden:

- a) Kegeltypus: Die Flanken konvergieren gleichmäßig zur Spitze hin.
- b) Zylindertypus: <u>+</u> Parallele Flanken, die in einem gerundeten oder zugespitzten Apex auslaufen.
- c) Keulentypus: Die Flanken des Rostrums, die im adoralen Teil verjüngt sind, bilden im adapikalen Teil eine Keule.

Die Hiboliten entsprechen dem Keulentypus, der sich durch Drängung der Anwachslinien im adoralen Bereich auszeichnet. Bedingt durch die keulenförmige Erweiterung, die weiter apikalwärts erfolgt, zeigen die Anwachslinien hier größere Abstände voneinander und es entsteht eine helle Zone, die zur Alveole hin spitz zuläuft. Sie wurde von CHRISTENSEN (1925) erstmalig richtig gedeutet, während sie von ABEL (1911) und STOLLEY (1911) als Embryonalrostrum verstanden wurde.



Abb. 6: Keulenförmiges Rostrum eines Hiboliten.

6.1.2. Spitzentypen

Deutliche Unterschiede zeigen sich beim Vergleich der unter den Hiboliten auftretenden Spitzenformen, die sich bei der taxonomischen Ansprache als wertvolle Hilfsmittel erwiesen. Folgende Spitzentypen können ausgebildet sein (vgl. SWINNERTON, 1936):

- a) extrem stumpfe, gut gerundete Spitze mit einem sehr großen Apikalwinkel. Die Apikalregion ist sehr klein. Typ: Hibolites jaculoides var. torpedinus SWINNERTON.
- b) stumpfe bis mäßig scharfe Spitze. Die Flanken laufen vom Punkt des maximalen Durchmessers mäßig schnell konvex zur Spitze. Typ: Hibolites jaculoides s.str. SWINNERTON.
- c) stumpfe bis mäßig scharfe Spitze. Die Flanken laufen vom Punkt des maximalen Durchmessers mäßig schnell konvex zur Spitze. Rostrum in der Apikalregion ventral stark abgeflacht. Typ: Hibolites jaculoides var. depressirostris SWINNERTON.
- d) lang ausgezogene Spitze. Apikalwinkel gering. Die Flanken verlaufen vom Punkt des maximalen Durchmessers annähernd kegelförmig zur Spitze. Die Apikalregion ist extrem groß. Typ: Hibolites jaculoides var. stylirostris SWINNERTON.
- e) scharfe Spitze mit geringem Apikalwinkel. Sonst wie b).
 Typ: Hibolites jaculoides s.str. SWINNERTON. Dieser Typ ist in den stratigraphisch jüngeren Schichten dominant.

Vor allem zwischen den Typen b, c und e bestehen fließende Übergänge, so daß häufig eine eindeutige Ansprache allein nach den Spitzenformen nicht möglich ist (Abb. 7).



Abb. 7: Verschiedene Spitzentypen bei Hiboliten nach SWINNERTON (1936).

```
a = Hibolites jaculoides var. torpedinus SWINNERTON
b = Hibolites jaculoides s.str. SWINNERTON
c = Hibolites jaculoides var. depressirostris SWINNERTON
d = Hibolites jaculoides var. stylirostris SWINNERTON
e = Hibolites jaculoides s.str. SWINNERTON
```

6.1.3. Rostralfurchen

Während NAEF (1922) Gefäßeindrücken, Längslinien und Schlitzen des Belemnitenrostrums nur äußerst geringe Bedeutung für eine taxonomische Ansprache zubilligte, hielt STOLLEY (1918, 1925) z.B. die Seitendoppellinien für ein wichtiges Unterscheidungsmerkmal, das vor allem bei Unterkreidebelemniten zu einer Gattungsansprache mit herangezogen werden kann. Bei den untersuchten Hiboliten treten nur zwei Furchentypen auf, die im folgenden beschrieben werden:

Seitendoppellinien: Die lateral gelegenen Seitendoppellinien (= laterale Doppellinien, Dorsolaterallinien, sulci geminati, Seitendoppelfurche), die sich auf den äußeren Rostrumbereich beschränken, sind vor allem an mittleren Wachstumsstadien gut zu beobachten, während sie bei den ontogenetisch älteren Exemplaren meist sehr undeutlich ausgebildet sind, z.T. sogar ganz verschwinden. Die breiten, nur schwach eingetieften Depressionen, die durch einen erhabenen Wulst getrennt werden, verlaufen parallel zueinander entlang der Rostrumflanken. Die Steigung der die Furchen seitlich begrenzenden Wülste ist etwa gleich groß, so daß die Rillen symmetrisch erscheinen. Häufig ist der Medianwulst nur im apikal gelegenen Teil des Rostrums deutlich ausgebildet, in Richtung auf die Alveole zu verschwimmen die beiden Rillen zu einer einzigen, extrem flachen Depression. Wie sich an wenigen, gut erhaltenen Exemplaren zeigt, beginnen die Seitendoppellinien deutlich ca. 2 - 3 mm oberhalb der Spitze, um dann im Alveolarbereich zu verschwinden.

Ventralfurche⁺⁾: Der Beginn und Verlauf der Furche im vorderen Bereich der Alveole konnte nicht geklärt werden, da diese bei den bearbeiteten Hiboliten nicht vollständig erhalten ist. Die Flanken der in der Alveolarregion tief eingeschnittenen Furche verlaufen im Bereich der größten Eintiefung spitz aufeinander zu, in apikaler Richtung bilden sie dann einen gerundeten Furchenboden. Die Ventralfurche ist parallel zu ihrer Längsachse symmetrisch gebaut, die Flanken zeigen die gleiche Steigung. In apikaler Richtung verflacht die Furche, gleichzeitig findet eine Verbreiterung statt. Mitunter treten in diesem Bereich die Furchenflanken infolge von Verwitterung als leichter Grat gegenüber dem Rostrum heraus, so daß bei einigen Exemplaren der Eindruck entsteht, daß die Ventralfurche in einem kurzen Mediankamm endet.

⁺⁾ Korrekterweise sollte man von einer ventralen Alveolarfurche im Gegensatz zu einer ventralen Apikalfurche sprechen, die jedoch im allgemeinen als Spitzenfurche bezeichnet wird und insofern von der Ventralfurche zu unterscheiden ist.

An dorsoventral aufgespaltenen Exemplaren zeigte sich, daß die Ventralfurche nicht in der Höhe des Protokonchs endet, sondern sich in unterschiedlicher Länge auf der Stammregion bis maximal ca. 2,5 cm fortsetzt. Außerdem wurde deutlich, daß bei den Hiboliten kein Ventralschlitz ausgebildet ist.

Häufig wurde in der Ventralfurche ein Sprung beobachtet, der zumeist das gesamte Rostrum durchzieht, in der Stammregion jedoch von seinem dorsoventralen Verlauf in einen mehr lateralen umbiegen kann. Diese KLÄHNsche Grenzfläche, die ein leichtes Aufspalten ermöglicht, wurde an Vertretern zahlreicher anderer Belemnitengattungen ebenfalls beobachtet. Die Deutung von SPAETH (1971a), daß diese Spaltflächen möglicherweise auf postmortal entstandene Spannungen beruhen, die infolge einer Umkristallisation des das Rostrum aufbauenden Aragonits zu Calcit hervorgerufen sein könnten, erscheint einleuchtend.

6.1.4. Apikallinie

Die Apikallinie der Hibolitenrostren verläuft ortholineat (vgl. SCHUMANN, 1974), d.h. geradegestreckt durch die Spitzen der einzelnen Anwachslinien. Sie wird durch einen kristalloptischen Effekt hervorgerufen, besitzt jedoch keinerlei Funktion etwa im Sinne eines "Apikalkanals" (vgl. A. H. MÜLLER 1951).

6.2. PHRAGMOKON

Da der Bau des Phragmokons von einigen Autoren intensiv untersucht wurde (CHRISTENSEN 1925, MÜLLER-STOLL 1936, JELETZKY 1966, SPAETH 1971a), soll hier nur kurz auf einige eigene Beobachtungen eingegangen werden.

6.2.1. Protokonch

Der zwischen 370 u und 500 u lange, ei- oder blasenförmige Protokonch weist in einigen Fällen eine für die Jura- und Kreidebelemniten typische Abknickung seiner Längsachse zu der des Phragmokons um 4° – 6° in vertikaler Richtung auf. An einem Schliff zeigte sich auch eine 3° – 4° betragende Abknickung in dorsaler Richtung. Wie SPAETH (1971a) jedoch betont, ist die Verläßlichkeit der Messungen von der genauen Schnittlage in der Medianebene abhängig.
In den meisten Fällen liegt der Protokonch pyritisiert vor, mitunter ist er auch von klarem Calcit ausgefüllt (vgl. Taf.3 Fig. 1, 2).

In apikaler Richtung schließt sich an die in diesem Bereich verdickte Protokonchwand der Primordialkegel an. Es handelt sich um uhrglasförmige Lagen, die später in das Primordial-Rostrum übergehen. Nach SPAETH (1971a) könnte es sich bei dem Primordialkegel um eine bereits im Larvenstadium angelegte Rostrumbildung (vgl. Taf. 3 Fig. 3) handeln.

6.2.2. Sipho

Der Siphoansatz an der Verschlußmembran des Protokonchs liegt zu der Zentralachse des Phragmokons deutlich ventral verschoben, vom 11. Septum ab nimmt er eine extrem randnahe Ventrallage ein.

6.2.3. Septen

An einigen Dünnschliffen wurde der Abstand der einzelnen Septen zueinander vermessen und graphisch dargestellt (vgl. Abb. 8). Es fällt auf, daß der Septenabstand nicht linear zunimmt. Vor allem die Abstände der ersten Septen schwanken erheblich, besonders der Abstand zwischen 1. und 2. Septum zeichnet sich durch eine deutliche Verkleinerung aus. Im Laufe der Ontogenie wird dann die Entwicklung gerichteter, es kommt aber immer wieder, individuell bedingt, zu Wachstumsstagnationen. Bemerkenswerterweise ergibt sich bei den Neohiboliten ein sehr ähnliches Bild: Auch hier schwanken die Abstände der ersten Septen ganz erheblich (SPAETH 1971a).

6.2.4. Alveole

Der Erhaltungszustand des Alveolarbereichs bedingt, daß die Alveole meist zusammen mit dem eingeschlossenen Phragmokon vorliegt, während Pseudoalveolen und "leere" Alveolen selten sind.



Abb. 8: Im Bereich des Phragmokon-Anfangsteils an dorsoventralen Dünnschliffen gemessene Septenabstände.
1 = Hibolites jaculoides s.str. SWINNERTON, Moorberg, tiefe rarocinctum-Zone, (Mo.-711). 2 = Hibolites jaculoides s.str.
SWINNERTON, Stöcken, staffi-Zone, (St.394). 3 = Hibolites jaculoides s.str. SWINNERTON, Stöcken, staffi-Zone, (St.420).
4 = Hibolites jaculoides s.str. SWINNERTON, Moorberg, höchste gottschei-Zone, (Mo.H8 2). 5 = Hibolites jaculoides s.str.
SWINNERTON, Stöcken, staffi-Zone, (St.393). Der Öffnungswinkel der Alveole, der in dem Bereich der ersten Kammern bei ca. 20⁰ liegt, erfährt mit fortschreitender Ontogenie eine Verkleinerung.

7. ONTOGENIE UND PHYLOGENIE

7.1. ONTOGENIE

Untersuchungen zur Ontogenie lassen sich nicht nur an den verschiedenen "alten" Stadien einer "Population" durchführen, sondern auch an geschliffenen Rostren. An den Dünnschliffen läßt sich mit Hilfe der Zuwachslinien in idealer Weise das ontogenetische Wachstum einzelner Individuen erkennen und vermessen.

In den einzelnen "Populationen" treten Rostren verschiedener Länge auf, die hypothetisch verschieden alten Ontogenie-Stadien zugeordnet wurden. Willkürlich wurden die "Populationen" in Längenklassen aufgeteilt, wobei die Klassen mit den geringsten Längen einem ontogenetisch sehr frühen Stadium entsprechen. Diese Einteilung ist allerdings insofern problematisch, als es keinen absoluten Nullpunkt wie den Protokonch gibt, der eine exakte Längenvermessung ermöglichen würde. (Eine genaue Einteilung ist also nicht möglich, es zeigte sich aber auch bei anderen Belemnitengattungen, daß bei ontogenetischen Betrachtungen bei der Längenansprache Ungenauigkeiten bis 10 % noch ausreichen (SPAETH, 1971a, S. 41)). Um zu starke individuell bedingte Schwankungen zu vermeiden, wurden verschiedene Meßwerte zueinander in ein Verhältnis gesetzt. Außerdem ermöglichte die Quotientenbildung eine Kontrolle des ontogenetischen Alters, da Werte wie maximale Dicke und maximale Breite an entsprechende ontogenetische Stadien gebunden sind.

Die jugendlichen Rostren sind prozentual zu der Gesamtgröße der einzelnen "Populationen" unterrepräsentiert, da bei Aufsammlungen die leichter zu bergenden "älteren" Rostren naturgemäß eher berücksichtigt wurden.

In Abb. 9 wurde die ontogenetische Entwicklung des Verhältniswertes aus maximaler Breite (lateral) und maximaler Dicke (dorsoventral) an 2 phylogenetisch unterschiedlich alten



Abb. 9: Prozentuale Verteilung des Verhältniswertes von maximaler Rostrumdicke zu maximaler Rostrumbreite am Beispiel zweier, in jeweils 3 Längenklassen aufgeteilter "Populationen". "Population" H1 = Moorberg, Aegocriocerasschichten "Population" H7 = Moorberg, gottschei-Zone Längenklassen: a) Exemplare kleiner als 3,5 cm b) Exemplare 3,5 - 4,99 cm c) Exemplare größer als 5 cm n = Anzahl der Rostren "Populationen" aus Moorberg prozentual (Ordinate) dargestellt, nachdem die "Populationen" in 3 Längenklassen eingeteilt worden waren (Klasse c: größer als 5 cm, Klasse b: 4,99 - 3,5 cm, Klasse a: kleiner als 3,5 cm).

Bei beiden "Populationen" zeigt sich die gleiche gerichtete Tendenz zur Verkleinerung des Quotienten. Innerhalb der stratigraphisch älteren "Population" H1, die aus den Aegocriocerasschichten stammt, verschiebt sich der Mittelwert von M=0,933 bei den "jüngsten" Stadien über M=0,918 auf M=0,915 bei den ontogenetisch "ältesten" Exemplaren. Die "jüngeren" Exemplare haben im Bereich maximaler Breite und Dicke einen eher runden Querschnitt, die Ausbildung der ventralen Abflachung wird also im Laufe der Ontogenie verstärkt. Auch die Ausbildung der Extremvarianten erfolgt erst in den ontogenetischen Spätstadien. Während sich bei den "jungen" Rostren ein geschlossenes, wenig differenziertes Variationspolygon zeigt, tritt schon in der mittleren Längenklasse eine Vergrößerung der Extremwerte ein, die in der größten Längenklasse weiter fortgesetzt wird. Die Ausbildung von dorsoventral extrem stark abgeflachten Rostren scheint also nur in den ontogenetisch späten Stadien vorzukommen. Daneben verschieben sich auch die Hauptmaxima deutlich nach links in Richtung eines kleineren Quotienten.

Die phylogenetisch jüngere "Population" H7 (gottschei-Zone) zeigt eine Änderung des Mittelwertes von M=0,947 in der "jüngsten" Klasse über M=0,943 auf M=0,937 in der "ältesten" Klasse. Auch hier zeigen die "jüngeren" Rostren einen eher runden Querschnitt, während bei den "älteren" Formen der ovalere Querschnitt zu einem geringeren Quotienten des Verhältnisses D max führt.

Bei einem Vergleich der beiden "Populationen" ergibt sich, daß die Tendenzen zur Ausbildung einer dorsoventralen Abflachung im Lauf der Ontogenie in den Aegocriocerasschichten intensiver ist, als in der phylogenetisch jüngeren "Population". Außerdem scheint nicht nur bei den ontogenetisch "alten" Exemplaren der Aegocriocerasschichten ein kleinerer Quotient als in den stratigraphisch jüngeren "Populationen" zu bestehen, sondern auch bei den ontogenetisch "jungen" Exemplaren dieser "Population".

Auch die in Abb. 10 abgebildeten Punktdiagramme, in denen der Quotient von $\frac{D}{B} \frac{max}{max}$ (Abszisse) gegen die maximale Dicke (Ordinate) aufgetragen wurde, zeigt den gerichteten Verlauf der Ontogenie. Die "Populationen" H1 (Aegocriocerasschichten) und H7 (gottschei-Zone) wurden in je 3 Längenklassen (Kl. c: größer als 5 cm, Kl. b: 4,9 - 3,5 cm, Kl. a: kleiner als 3,5 cm) eingeteilt, wobei die den Längenklassen entsprechenden Punktfehler umgrenzt wurden. Die Mittelpunkte der einzelnen Felder, die mit Hilfe der arithmetischen Mittel bestimmt wurden, ergeben durch Geraden verbunden, die Zunahme des Verhältniswertes von D max zu $\frac{D}{B} \frac{max}{max}$.

Bei nur geringer Streuung steigt der Wert maximaler Rostrumdicke in beiden "Populationen" annähernd linear. Aus der Verteilung der 3 Längenklassen zu den Werten von D max der Ordinate ergibt sich, daß die Einteilung in Längenklassen, trotz eines Fehlens des Protokonchs, berechtigt war. Weiterhin zeigt sich, ausgehend von der Hypothese, daß die kürzesten Rostren auch die jüngsten sind, daß der Wert maximaler Dicke als Maß für das ontogenetische Alter herangezogen werden kann.

Eine ähnliche Entwicklung zeigt sich beim Vergleich der in Abb. 11 dargestellten Variationspoligone. Hier wurde der Quotient aus dem Apikalwinkel (tg 1/2) und maximaler Breite der in je 2 Längenklassen (Klasse b: größer als 5 cm, Klasse a: 4.99 cm - 3.5 cm) eingeteilten "Populationen" H1 (Aegocriocerasschichten) und H7 (gottschei-Zone) dargestellt.

Abb. 10: Punktdiagramme zweier Hiboliten-"Populationen", die in 3 Längenklassen aufgeteilt wurden. Dargestellt der Verhältniswert von maximaler Rostrendicke zur maximalen Rostrenbreite, bezogen auf die maximale Dicke. Die arithmetrisch ermittelten Mittelpunkte der einzelnen Felder (x) liegen annähernd auf einer Geraden. Population H1 = Moorberg, Aegocriocerasschichten Pupolation H7 = Moorberg, gottschei-Zone n = Anzahl der vermessenen Rostren.

(Abb. siehe nächste Seite)





Abb. 11: Prozentuale Verteilung des Verhältniswertes von lateralem Apikalwinkel zu maximaler Breite am Beispiel zweier, in jeweils 2 Längenklassen aufgeteilter "Populationen". "Population" H1 = Moorberg, Aegocriocerasschichten "Population" H7 = Moorberg, gottschei-Zone Längenklassen: a) Exemplare 4,99 - 3,5 cm, b) Exemplare größer als 5 cm n = Anzahl der vermessenen Rostren.

In der phylogenetisch älteren "Population" H1 erfolgt ein Absinken des Mittelwertes von M=0,216 der "jugendlichen" Rostren auf M=0,190 der adulten Exemplare. In der stratigraphischen "Population" H7 zeichnet sich eine analoge Entwicklung ab: Der Mittelwert sinkt von M=0,2155 auf M=0,193 in der Klasse mit "adulten" Formen. Die ontogenetische Entwicklung der maximalen Breite vollzieht sich also intensiver als die des Apikalwinkels. Die Apikalwinkelkurve der Abb. 12 (Apikalwinkel 11: Ordinate, Apikallänge: Abszisse) zeigt ± stetig ansteigende Kurven, doch ist hier eine Trennung in 2 Gruppen möglich. Die aus den "Populationen" H8 und H5 stammenden Exemplare weisen bei gleicher Apikallänge einen geringeren Apikalwinkel auf, als die Rostren der übrigen "Populationen".



Abb. 12: Ontogenetische Veränderung des Apikalwinkels in Abhängigkeit von der Apikallänge des Orthorostrums. Gemessen an dorsoventralen Dünnschliffen.

- 1 = Hibolites jaculoides s.str. SWINNERTON, Moorberg, höhere gottschei-Zone (Mo. H8 2)
- 2 = Hibolites jaculoides s.str. SWINNERTON, Moorberg, gottschei-Zone, (Mo. H5 13)
- 3 = Hibolites jaculoides s.str. SWINNERTON, Moorberg, gottschei-Zone, (Mo. <u>H5</u> 1)

```
2m
```

4 = Hibolites jaculoides s.str. SWINNERTON, Stöcken, staffi-Zone, (St. 423).

Abb. 13: Wachstumskurven von Hibolites jaculoides s.str. SWINNERTON. Gemessen an dorsoventralen Dünnschliffen. 1 = Moorberg, höhere gottschei-Zone, (Mo. H8 2)

2 = Moorberg, gottschei-Zone, (Mo. H5 13)

```
3 = Moorberg, gottschei-Zone, (Mo. <u>H5</u> 1)
```

```
2m
```

- 4 = Moorberg, höhere gottschei-Zone, (Mo. H8 6)
- 5 = Stöcken, staffi-Zone, (St. 423)
- 6 = Stöcken, staffi-Zone, (St. 420).

Auch die in Abb. 13 aus Dünnschliffen konstruierten Wachstumskurven, die das Verhältnis Apikallänge (Abszisse) zu maximaler Dicke (Ordinate) des jeweiligen Wachstumsstadiums eines einzigen Rostrums zeigen, spiegeln gut den gleichförmigen Rostrenbauplan im Lauf der Ontogenie wieder. Es ergibt sich ein annähernd linearer Verlauf, in allen ontogenetischen Phasen liegt ein <u>+</u> gleichmäßiges Dicken- und Längenwachstum vor. Für einige Exemplare aus Speeton wurden die Apikalwinkelkurven in Abb. 14 dargestellt. Die Zunahme der beiden Merkmalswerte erfolgt im Lauf der Ontogenie <u>+</u> gleichförmig, auffallend ist allerdings, daß das Exemplar 3 aus der höheren marginatus-Zone wesentlich geringere Apikalwinkel aufweist.



Abb. 14: Ontogenetische Veränderung des Apikalwinkels in Abhängigkeit von der maximalen Rostrumdicke. Gemessen an dorsoventralen Dünnschliffen.
Speeton, C7E = inversum-Zone:
1 = Hibolites jaculoides var. torpedinus SWINNERTON (Sp.C7E08)
2 = Hibolites jaculoides s.str. SWINNERTON (Sp. C7E09)
Speeton, C2E = höhere marginatus-Zone:
3 = Hibolites jaculoides s.str. SWINNERTON (Sp.C2E 3).

7.2. PHYLOGENIE

Im allgemeinen wird die Größenevolution der Rostren als Ausgangspunkt für phylogenetische Untersuchungen gewählt, da phylogenetische Größenveränderungen meist eine Verschiebung der weiteren Merkmale und Merkmalskombinationen verursachen (vgl. ERNST 1964). Da ein exaktes Vermessen der Rostrenlängen aufgrund des schlechten Erhaltungszustandes (der Protokonch fehlt in den meisten Fällen) unmöglich ist, mußte diese Größe weitgehend vernachlässigt werden, lediglich in einigen Wachstumskurven konnte die Rostrenlänge ausgewertet werden.

Da sich im Verlauf der Ontogenie die Verhältniswerte bestimmter Merkmale deutlich gerichtet verschieben, die jugendlichen Formen jedoch unterrepräsentiert oder in den einzelnen "Populationen" unterschiedlich stark vertreten sind, wurden die Rostren willkürlich in Größenklassen eingeteilt, wobei bei den phylogenetischen Betrachtungen nur Formen zur Darstellung gelangten, die länger als 5 cm sind. Wie oben erwähnt, ist diese Einteilung problematisch, auf diese Weise können jedoch junge Exemplare ausgeschlossen werden, während ein Teil der älteren Formen aufgrund intensiver Abrollung nicht berücksichtigt wurde.

Die Exemplare mit einer Länge größer als 5 cm wurden als "adult" angesehen, obwohl, abgesehen von der Epirostrenbildung (vgl. SPAETH 1971a), die in der Unterkreide bisher nur für einen Teil der Neohiboliten und einen Belemnites (Hibolites?) escragnollensis DELATTRE nachgewiesen wurde, keine Möglichkeit besteht, ein Rostrum als ausgewachsen zu identifizieren.

In Abb. 15 wurden die Merkmale D max und B max in einem Punktdiagramm eingetragen (B max: Abszisse, D max: Ordinate). Bei dieser Darstellungsweise zeigt sich deutlich, daß die beiden Merkmale einem isometrischen Wachstum folgen. Fast alle Punkte liegen parallel zur Isometriegeraden D = 0,9 B, auch im Laufe der Phylogenie erfolgt keine Veränderung.

Aufgrund der eindeutigen linearen Entwicklung des Dicken-Breiten-Wachstums wurde auf die Konstruktion einer Regresskurve und einer Mittellinie verzichtet.



Abb. 15: Beziehung zwischen maximaler Rostrumdicke und maximaler Rostrumbreite, dargestellt in Punktdiagrammen. "Population" H1 = Moorberg, Aegocriocerasschichten "Population" H8 = Moorberg, gottschei-Zone D = 0,9 B Steigung der Isometriegeraden.

Deutlich zeigt sich allerdings eine Veränderung in der Lage der Punkte bezüglich ihrer maximalen Durchmesser. Während in der stratigraphisch älteren "Population" H1 (Aegocriocerasschichten) viele Exemplare mit großen Dicken- und Breitendurchmessern auftreten, sind in der "Population" H8 (höhere gottschei-Zone) Exemplare mit kleinen Durchmessern häufiger. Die übrigen, hier nicht dargestellten "Populationen" (Moorberg H2 bis H7, Ihme, Stöcken und Speeton), zeigen eine ähnliche Verteilung.

- 84 -

In Abb. 16 wurde der Quotient aus maximaler Dicke zu maximaler Breite, also das Maß für den Querschnitt oder die Abflachung der Keule, der verschiedenen "Populationen" Moorberg dargestellt. Die Mittelwerte der einzelnen "Populationen", die auf der Polygonbasis aufgetragen sind, wurden zu "Evolutionskurven" verbunden (vgl. ERNST 1964). Für das Verhältnis von D max : B max zeigt sich insgesamt eine deutliche Zunahme, d.h. die Entwicklung der Formen ist durch einen Übergang des ovalen zu einem runden Querschnitt gekennzeichnet.

Der Mittelwert der Aegocriocerasschichten, der bei M=0,922 liegt, steigt auf M=0,933 im ihmensis-Lager (H3) an, geht kurz auf M=0,925 zurück, bleibt aber deutlich über dem Mittelwert der Aegocriocerasschichten, um dann <u>+</u> konstant bis in die "Population" H7 (=gottschei-Zone) (M=0,9373) zu gehen. Hier macht der Mittelwert noch einmal einen kleinen Sprung auf M=0,94 für die höhere gottschei-Zone ("Population" H8). Die Entwicklung dieses Merkmals läuft also in 3 Phasen ab: anfangs erfolgt eine rasche Verschiebung der Mittelwerte der Aegocriocerasschichten, die nicht wieder erreicht werden. Es schließt eine stabile Phase an, in der sich der Mittelwert kaum verschiebt, nur einmal kurz zurückgeht. Zum Schluß erfolgt dann wieder eine schnellere progressive Entwicklung.

Offensichtlich ist die Evolutionsgeschwindigkeit von den Aegocriocerasschichten bis zum ihmensis-Lager größer, als die Geschwindigkeit der Merkmalsverschiebung im höheren Ober-Hauterivium. Die größte Variationsbreite zeigt die "Population" der Aegocriocerasschichten, die mit einem Quotienten von 0,85 Formen mit einem extrem ovalen Querschnitt aufweist.

Abb. 16: Prozentuale Verteilung der Verhältniswerte für maximale Rostrumdicke zu maximaler Rostrumbreite, dargestellt an "Populationen" aus Moorberg. n = Zahl der vermessenen Exemplare.





```
Abb. 17: Prozentuale Verteilung der Verhältniswerte für maximale Rostrumdicke zu
maximaler Rostrumbreite, dargestellt an "Populationen" aus Speeton, Moorberg
und Stöcken.
Speeton: C7E = inversum-Zone, C2E = höhere marginatus-Zone;
Moorberg: H1 = Aegocriocerasschichten, H 8 = höhere gottschei-Zone;
Stöcken: staffi-Zone.
n = Zahl der vermessenen Exemplare.
```

Das Polygon ist hier mehrgipfelig, während in den höheren "Populationen" ausgeglichenere, meist eingipfelige Polygone zu finden sind. "Populationen" aus Stöcken und Speeton bestätigen dieses Ergebnis.

Aus Speeton wurden 2 "Populationen" dargestellt (Abb. 17). Der Mittelwert des unteren Polygons, das aus der mittleren inversum-Zone (=Aegocriocerasschichten) stammt, steigt von M=0,922 auf M=0,944 in der höchsten marginatus-Zone an. Also erfolgt auch hier eine Ausbildung eines runden Querschnitts im Laufe der Phylogenie, auffallend auch in diesem Fall wieder die große Variationsbreite und Mehrgipfeligkeit in der inversum-Zone. Da die "Population" aus der höchsten marginatus-Zone von Speeton stratigraphisch etwas höher liegt als die "Population" H8 aus Moorberg, ist der etwas höhere Mittelwert von M=0,944 gegenüber M=0,940 in Moorberg leicht zu erklären.

In Abb. 17 wird durch die Gegenüberstellung von stratigraphisch erwa gleichalten "Populationen" aus Speeton und Moorberg die analoge Entwicklung aufgrund des parallelen Verlaufs der "Evolutionskurven" sehr deutlich. Auch die "Population" Stöcken paßt sich gut ein.

Obwohl die maximale Breite eine ontogenetisch abhängige Größe ist, so dürfte eine Darstellung dieses Merkmals ontogenetisch kaum verfälscht werden, da nur Rostren berücksichtigt wurden, die länger als 5 cm sind.

Innerhalb der einzelnen "Populationen" wurden die Werte für die maximale Breite in Größenklassen eingeteilt und prozentual zur Größe der entsprechenden "Populationen" in der Horizontalen dargestellt (Abb. 18). In der Vertikalen wurden die einzelnen "Populationen" in ihrer stratigraphischen Abfolge aufgetragen.

In den Aegocriocerasschichten überwiegen Rostren mit großen Durchmessern, während Exemplare mit geringen Werten für B max selten sind, Werte unter O,6 fehlen vollkommen. 53 % aller Rostren dieser "Population" liegen in Klassen, die Durchmesser zwischen O,90 cm und 1,399 cm haben. Im ihmensis-Lager setzt eine gerichtete Entwicklung ein, die zu einer Abnahme des Durchmessers führt. Schon in der "Population" H4 fehlen die großen





Abb. 18: Entwicklung der maximalen Rostrenbreite, dargestellt an den "Populationen" Moorberg, Ihme, Speeton und Stöcken. Das Profil Moorberg wurde nach unten durch die Population Ihme, das Profil Speeton durch die Population Stöcken ergänzt.

Breitenklassen [cm]



Klassen mit einem Durchmesser von über 1,2 cm, während eine kleine Klasse mit Werten zwischen 0,5 und 0,599 cm für B max neu hinzugekommen ist. Diese Entwicklung setzt sich bis zur "Population" H5 fort, hier fehlt eine weitere große Rostrenklasse. Rostren mit Werten, die größer als 0,9 cm sind, machen nur noch 9 % der Gesamtpopulation aus. Das Fehlen von Werten zwischen 0,5 - 0,599 cm in der "Population" $\frac{H5}{2m}$ ist wohl auf die mit 22 Exemplaren zu geringe Populationsgröße zurückzuführen. Bis zur "Population" H7 (gottschei-Zone) erfolgt nun eine rückläufige Bewegung, die Werte nehmen bis auf 1.199 cm wieder zu. Obwohl 50 % der Rostren einen größeren Durchmesser als 0,9 cm haben, liegen die Maxima doch deutlich unter denen der Aegocriocerasschichten, die extremen Durchmessergrößen fehlen.

In einer 3. Phase verringern sich die Durchmesserwerte wieder deutlich und erreichen in der höchsten gottschei-Zone absolut geringste Werte: nur 5 % aller Rostren haben für B max höhere Werte als 0,9 cm, 35 % aller Rostren liegen zwischen 0,5 -0,699 cm.

Die Entwicklung in Speeton ist ähnlich: Größenklassen mit Durchmessern zwischen 1-1,5 cm, die in der inversum-Zone ca. 45 % aller Rostren ausmachen, fehlen in der höheren marginatus-Zone vollständig. Dafür hat sich die Anzahl der Rostren mit einem Durchmesser von 0,6 - 0,799 cm von 11 % in der unteren "Population" auf ca. 65 % in der phylogenetisch jüngeren "Population" erhöht.

Insgesamt werden die Rostren, abgesehen von dem Rückschlag in der gottschei-Zone, nicht nur runder, sondern auch schlanker, während also für die Aegocriocerasschichten und auch das Unter-Hauterivium, wie die "Population" Ihme zeigt, die das Profil Moorberg nach unten ergänzt, dicke z.T. stark aufgeblähte Formen typisch sind, so treten in den phylogenetisch jüngeren "Populationen" noch schmale und schlanke Formen auf. Auffallend ist die Tatsache, daß die Exemplare aus Speeton in der inversum-Zone häufiger große Breitendurchmesser haben als die etwa zeitgleichen Rostren in Moorberg. Die Größe des Apikalwinkels α_{11} kann als Maß für die Ausbildung der Apikalregion gesehen werden. Zwar ist dieser Wert vom ontogenetischen Alter der Rostren abhängig, um aber die Entwicklungstendenz dieses sehr wesentlichen Merkmals nicht in Abhängigkeit von maximaler Breite zu bringen, erschien eine Einzeldarstellung vertretbar (vgl. Abb. 19).

Die Aegocriocerasschichten von Moorberg zeigen einen Mittelwert von M=19,80°, der im ihmensis-Lager (H3) auf M=19,87° leicht ansteigt. Es folgt nun eine schnelle Abnahme der Werte, die bis zu M=17,39° in der gottschei-Zone führt (H5). In dieser "Population" treten erstmalig gehäuft Rostren mit geringem Apikalwinkel auf. Der Mittelwert steigt dann von M=17,96° und M=19,40° in der "Population" H7 (gottschei-Zone) wieder an, bleibt aber deutlich unter dem Mittelwert der Aegocriocerasschichten. Zur höheren gottschei-Zone erfolgt dann wieder ein Abnehmen des Mittelwertes auf M=17,33°, es wird hier der absolut niedrigste Wert erreicht. Das plötzliche Ansteigen in H7 kann möglicherweise durch die Tatsache erklärt werden, daß diese "Population" durch Aufarbeitungserscheinungen gekennzeichnet ist, so daß an der Gesamtzusammensetzung der "Population" phylogenetisch ältere Formen beteiligt sind.

Auch dieses Diagramm ist durch eine große Evolutionsgeschwindigkeit der Merkmalsverschiebungen von den Aegocriocerasschichten zum ihmensis-Lager gekennzeichnet. Diese gerichtete Entwicklung setzt sich dann allerdings verlangsamt fort und geht teilweise sogar zurück. Erst im höchsten Bereich vollzieht sich dann wieder eine rasche Entwicklung.

Die Polygone zeigen insgesamt ein geschlossenes Bild, lediglich in $\frac{H5}{2m}$, H7, H8 sind zwei Gipfel zu finden, die z.T. wohl auf zu geringe "Populationsstärken" zurückzuführen sind. Die Extremwerte der Aegocriocerasschichten, die bei 25[°] liegen, werden in den "Populationen" mit geringen Mittelwerten nicht erreicht.

Abb. 19: Evolution des Apikalwinkels, prozentual dargestellt an 8 "Populationen" aus Moorberg. n = Zahl der vermessenen Exemplare.





- 92

aus Speeton, Moorberg und Stöcken. Speeton: C7E = inversum-Zone, C2E = höhere marginatus-Zone; Moorberg: H1 = Aegocriocerasschichten, H8 = gottschei-Zone; Stöcken: staffi-Zone. n = Anzahl der vermessenen Exemplare. Die "Vergleichspopulation" (Abb. 20) aus Stöcken zeigt ein eingipfliges Polygon, dessen Mittelwert mit M=19,72⁰ gut in das Moorberg-Bild paßt, da dieser Wert zwischen den Mittelwerten der "Populationen" H3 und H4 liegt.

Auch die "Populationen" aus Speeton zeigen die Entwicklungsrichtung zu einem kleineren Apikalwinkel deutlich an. Mit einem Wert von M=21,58° zeigte die "Population" der inversum-Zone große Apikalwinkel, die sich auf M=17,89° in der höchsten marginatus-Zone verschieben. Auffallend ist bei der "Population" C7E, daß sie eine extrem breite Variation mit nur undeutlichem Gipfel hat, im Gegensatz zu H1 von Moorberg. Es liegt in England also eine breitere Variation vor als in Deutschland. Auffallend ist auch der um 1,8° höhere Mittelwert der "Population" C7E aus Speeton gegenüber der zeitgleichen "Population" H1 aus Moorberg. Auch in diesem Falle wieder bemerkenswert der parallele Verlauf der Evolutionskurven.

Um eine von ontogenetischen Faktoren unbeeinflußte Entwicklung des Apikalwinkels α_1^1 zu erhalten, wurde dieser in Abhängigkeit von einer isometrischen Größe, also D max oder B max, dargestellt. Da sich bei beiden Größen die gleichen Entwicklungstendenzen zeigten, wurde der Apikalwinkel nur in Abhängigkeit von B max dargestellt (Abb. 21, 22).

In Abb. 21 steigt der Quotient von t $\alpha_1/2$: B max von M= 0,1906 in den Aegocriocerasschichten auf M=0,1927 im ihmensis-Lager, geht dann etwas zurück auf 0,1916, erreicht jedoch nicht den Tiefstwert der Aegocriocerasschichten, um dann bis auf M=0,204 anzusteigen. In der gottschei-Zone ("Population" H7) erfolgt ein Rückschlag auf M=0,1928, in der höheren gottschei-Zone (H8) wird dann der höchste Wert mit M=0,205 erreicht.

Abb. 21: Entwicklung des Verhältniswertes von Apikalwinkel zu maximaler Rostrumbreite, prozentual dargestellt an 8 "Populationen" aus Moorberg. (s. nächste Seite)



Deutlich wird eine Verschiebung der Extremvarianten, die in den Aegocriocerasschichten bei 0,15 und 0,22 liegen, im ihmensis-Lager aber schon bis 0,24 reichen. Bei den Formen mit einem Quotienten um 0,15 handelt es sich um dorsoventral mäßig abgeflachte Exemplare, die in die Nähe von Hib. jaculoides var. depressirostris SWINNERTON zu stellen sind.

Obwohl sich die Merkmale beide in eine Richtung entwickeln (ihre Größe verringert sich), ergibt sich aus dem Quotienten eine eindeutige Tendenz. Offensichtlich verringert sich im Lauf der Phylogenie der Betrag des Apikalwinkels weniger schnell als der der maximalen Breite.

Die "Vergleichspopulationen" zeigen eine ähnliche Entwicklung bzw. Mittelwerte (vql. Abb. 22). Mit M=0,1966 liegt der Mittelwert der Stöckener "Population" in der Nähe der vergleichbaren Horizonte H3 und H4 aus Moorberg. Speeton zeigt ebenfalls die Tendenz zur Vergrößerung des Quotienten. Die Mittelwerte steigen hier von M=0,194 (inversum-Zone, C7E) auf M=0,209 in der höchsten marginatus-Zone an. Der relativ große Mittelwert der älteren "Population" ist durch die größere Variationsbreite bedingt. Die Formen mit einem großen Quotienten, die in Moorberg nicht auftreten, haben große Apikalwinkel. Sie gehören in die Nähe von Hib. jaculoides var. torpedinus SWINNERTON.

- 95 -

Abb. 22: Entwicklung des Verhältniswertes von Apikalwinkel zu maximaler Rostrumbreite, prozentual dargestellt an "Populationen" aus Speeton, Moorberg und Stöcken. Speeton, C7E = inversum-Zone, C2E = höhere marginatus-Zone. Moorberg, H1 = Aegocriocerasschichten, H8 = gottschei-Zone. Stöcken, Staffi-Zone. n = Anzahl der vermessenen Exemplare.

⁽s. nächste Seite)





8. TAXONOMIE

8.1. ALLGEMEINES

Schon RASPAIL (1829) verwies auf die Vielfalt der Formen, die die Belemniten des "claviformen" Kreises, zu denen auch die Hiboliten gehören, auszeichnet: "Il ne serait impossible d'exprimer par des mots, et il serait fastidieux et inutile de rendre par des traits toutes les nuances par lesquelles les individus de ce group passent insensiblement d'une forme à l'autre." (RASPAIL, F.V.: Histoire naturelle des Bélemnites, Paris 1829, S. 53).

DUVAL-JOUVE (1841) faßte unter dem Namen Belemnites subfusiformis RASPAIL 4 Varietäten zusammen, wobei der Typ alpha, nach DUVAL-JOUVE der häufigste Vertreter der Art B. subfusiformis RASPAIL, identisch mit Hibolites jaculoides SWINNERTON ist. Dem Typ beta wurde der von RASPAIL aufgestellte Holotyp zugeordnet, der sich jedoch erheblich von der Varität alpha unterscheidet. Auch die Typen gamma und delta weichen erheblich von der ersten Form ab.

Die erste auf stratigraphisch horizontiert gesammelten Rostren beruhende Arbeit stammte von PAVLOW (1892), dieser stellt mehrere Arten gleichberechtigt nebeneinander, während gleichzeitig Belemnites subfusiformis RASPAIL und B. jaculum PHILLIPS unter dem Artnamen B. jaculum PHILLIPS vereinigt wurden.

KUMM (1936) erwähnte ein unveröffentlichtes Manuskript STOLLEYS, nach dem Hibolites jaculum PHILLIPS, der sich durch einen ovalen Querschnitt auszeichnet, bis in die hildesiense-Zone reicht, während Hibolites neocomiensis STOLLEY, eine Form mit annähernd rundem Querschnitt, nicht mehr in die seeleyi-Zone gehört, sondern seine Hauptverbreitung in der nächstjüngeren tenius-Zone hat. ZEDLER (1959) hielt es, ausgehend von KUMMs Zitat, für wahrscheinlich, daß Hibolites jaculum PHILLIPS und Hibolites neocomiensis STOLLEY eine fließende phylogenetische Reihe bilden, die durch eine Übergangsform Hibolites neocomiensis mut. n. transiens STOLLEY verbunden werden. Auf die phylologenetischen Reihen von BETTENSTAEDT (1962) aufbauend, deutete ZEDLER Hiboliten mit rundem Querschnitt, die schon in der hildesiense-Zone auftreten, als progressive Extremvarianten von Hibolites jaculum PHILLIPS, während Hiboliten mit ovalem Querschnitt, die noch bis in die untere tenuis-Zone reichen, nach ihrer Meinung ancestrale Formen von Hibolites neocomiensis STOLLEY sind.

SWINNERTON (1952) schlug dagegen 4 Variationen für den Formenkreis um Hibolites jaculoides SWINNERTON vor. Für diese Variationen gab SWINNERTON (1952) für das Profil von Speeton/Yorkshire Verbreitungen an, die bis in die B-beds (=Oxyteuthis-beds) reichen. Die von PAVLOW (1892) neu aufgestellte Art Belemnites cristatus wurde von SWINNERTON in diesen Formenkreis mit einbezogen und als Hib. jac. var. cristatus PAVLOW bezeichnet.

Aufgrund der Ergebnisse erscheint es sinnvoll, die von SWINNER-TON beschriebenen Variationen aufrechtzuerhalten. Offensichtlich sind diese Variationen auf Speeton beschränkt, in Deutschland treten diese Formen recht selten auf, Hib. jac. var. cristatus PAVLOW wurde überhaupt nicht gefunden.

8.2. BESTIMMUNGSSCHLÜSSEL

Deutlich keulenförmige Rostren mit geringer ventraler Abflachung, maximaler Durchmesser mäßig weit von der Spitze entfernt, Apikalwinkel (α_1^1) liegt bei ca. 20⁰. Apikalregion zwischen 2 - 3 cm.

Hibolites jaculoides s.str.

Extrem keulenförmige Rostren, maximaler Durchmesser nahe der Spitze, Apikalregion sehr klein. Spitze gerundet, extrem großer Apikalwinkel. α_1 l ca. 33⁰. Apikalregion ca. 1 cm.

Hibolites jaculoides var. torpedinus. Keulenförmige Rostren, starke ventrale Abflachung, maximaler Durchmesser mäßig weit von der Spitze entfernt, Apikalregion mäßig groß.

Hibolites jaculoides var. depressirostris. Leicht keulenförmige Rostren, Apikalregion groß, maximaler Durchmesser weit von der Spitze entfernt. Seiten der Apikalregion verlaufen annähernd kegelförmig zur Spitze.

Hibolites jaculoides var. stylirostris.

- 98 -

8.3. BESCHREIBUNGEN

Unterklasse Dibranchiata OWEN, 1832

Überordnung Endocochlia SCHWARTZ, 1894

Ordnung Belemnitida NAEF, 1912

Familie Belemnitidae d'ORBIGNY, 1845

Unterfamilie Hastatinae STOLLEY, 1919

Gattung Hibolites MONTFORT, 1808 (emend. STOLLEY, 1911)

(Typus-Art: Hibolites hastatus MONTFORT, 1808)

<u>Diagnose:</u> Langgestreckte, <u>+</u> keulenförmige Rostren mit deutlichen Seitendoppellinien vor allem bei den Jugendrostren. Ventralfurche deutlich ausgebildet. <u>Stratigraphisches Vorkommen:</u> Dogger - Unter-Aptium <u>Regionale Verbreitung:</u> Dogger: Mittel- und Südeuropa, Neuseeland. Malm: Mittel- und Südeuropa, Indien, Madagaskar, Südamerika, Südafrika, Neuseeland, Indonesien. Unter-Kreide: Mittel- und Südeuropa, Nordeuropa, Nordamerika, Australien, Indonesien.

Hibolites jaculoides SWINNERTON, 1937

(Typus-Art: Belemnites jaculoides SWINNERTON, 1937) <u>Diagnose:</u> Belemnit mit <u>+</u> stark keulenförmigem Rostrum, Apikallänge bis zu 14 cm, Apikalregion bis maximal 3,5 cm lang. Der Querschnitt ist im Bereich der macimalen Durchmesser <u>+</u> oval, im Spitzenbereich rund. Die Ventralfurche läuft zum Apex hin über die Lage des Protokonchs hinaus, reicht also bis auf die Stammregion, wo sie schnell verflacht, ein Ventralschlitz ist nicht ausgebildet. Die Seitendoppellinien sind vornehmlich bei jungen Exemplaren gut ausgebildet, die Apikallinie verläuft ortholineat.

<u>Stratigraphisches Vorkommen:</u> Valanginium - Barrêmium. <u>Regionale Verbreitung:</u> Valanginium: Mittel- und Südeuropa, Deutschland, England, Spitzbergen, Tibet. Hauterivium: Mittel- und Südeuropa, Deutschland, England,

UdSSR. Barrêmium: Mittel- und Südeuropa, Deutschland, England,

UdSSR.

Hibolites jaculoides sensu stricto SWINNERTON, 1937

Taf. 4, Fig. 1-3, 5, Taf. 5, Fig. 4, Taf. 6, Fig. 1.

1827 Belemnites naine BLAINVILLE pars - BLAINVILLE, S. 75, Taf. 5, Fig. 5,6

?1829 Belemnites symmetricus RASPAIL, S. 54, Taf. 8, Fig. 90

?1829 Belemnites pistilliformis BLAINVILLE pars - RASPAIL, S. 57, Taf. 8, Fig. 102

1829 Belemnites fusiformis PHILLIPS, S. (187), Taf.3, Fig.1

1830 Actinocamax milleri VOLTZ, S. 35, Taf. 1, Fig. 7 1835 Belemnites jaculum PHILLIPS, S. (179), Taf. 3, Fig. 1 1841 Belemnites subfusiformis RASPAIL pars - d'ORBIGNY, S. 50, Taf. 4, Fig. 9-16 1841 Belemnites subfusiformis RASPAIL pars - DUVAL-JOUVE, S. 66-72, Taf. 9, Fig. 1,6 1849 Belemnites subfusiformis, RASPAIL - QUENSTEDT, S. 444, Taf. 29, Fig. 41-43 1875 Belemnites jaculum PHILLIPS pars - PHILLIPS, Taf. 3, Fig. 1 1885 Belemnites subfusiformis RASPAIL - QUENSTEDT, S. 602 Taf. 47, Fig. 24 1891 Belemnites jaculum PHILLIPS - PAVLOW, S. 257, Taf.7(4), Fig. 2-3 1913 Hibolites jaculiformis SCHWETZOFF, S.52(68), Taf.2, Fig. 5-6, Taf.3, Fig. 4a-g, 11, 12 1916 Hibolites subfusiformis RASPAIL - ABEL, S.211, Fig. 77 1936 Hibolites jaculiformis POMPECKJ emend. BLÜTHGEN, S. 38, Taf.7, Fig. 13-16 1936 Hibolites spina POMPECKJ emend. BLÜTHGEN, S. 39, Taf.7, Fig. 17, 18 1937 Hibolites jaculoides SWINNERTON, S.XXV 1939 Hibolites jaculum PHILLIPS - KRIMHOLZ, S. 29 1952 Hibolites jaculoides SWINNERTON - SWINNERTON, S. 54, Taf.14, Fig. 2-13 Derivatio nominis: Vom Autor nicht angegeben. Der Name bezieht sich wohl auf die wurfspießähnliche Form (lat. jaculum = Wurfspieß). Holotyp: Original zu SWINNERTON 1952, S. 54-57, Taf. 14, Fig.5 u.6, British Museum (Natural History) no C.42313. Maße des Holotyps: Gesamtlänge 164 mm D max: 15,1 mm, B max 15.5 mm, Apikalwinkel (direkt!) = 35° , Apikalwinkel (α_1) = 23° . Locus typicus: Speeton, Yorkshire (England). Stratum typicum: Bed C7 = inversum-Zone des unteren Ober-Hauteriviums. Diagnose: Hibolit mit deutlich clavatem Orthorostrum, das Rostrum solidum hat eine maximale Länge von ca 14 cm. Die Länge der Apikalregion ist mäßig groß. Der Apikalwinkel (0,1) bewegt sich um $20^{\circ}-21^{\circ}$. Der Querschnitt ist im Apikalbereich rund, im Bereich der maximalen Durchmesser leicht oval. Die Seiten der Apikalregion verlaufen mäßig konvex zur Spitze hin. Beschreibung (nach SWINNERTON 1952, S. 54-55): "Sehr elongate Rostren, deren größter Durchmesser nahe oder direkt an dem Übergang Stamm- Apikalregion liegen. Bei den

wenigen Exemplaren, die mit Alveole erhalten sind, beträgt die Länge das 14fache des größten Durchmessers. Die Seiten der Alveolarregion laufen bis zur Höhe der Embryonalblase aufeinander zu, erreichen hier den minimalen Durchmesser und laufen in Richtung Apex langsam auseinander. Von dem Punkt maximaler Aufblähung an konvergieren die Flanken mit zunehmender Konvexität zum Apex. Bei typischen Exemplaren beträgt die Länge der Apikalregion das 2,5fache der maximalen Breite, sie streut jedoch zwischen dem 7 und 1,5fachen der maximalen Breite. Der Apikalwinkel (direkt!) liegt zwischen 30° und 40° , er kann jedoch von $10^{\circ}-95^{\circ}$ reichen.

Auch lateral gesehen liegt der Maximaldurchmesser in der Nähe des Überganges Stamm- Apikalregion. Der dorsale Rand der Stammregion scheint leicht konkav, der ventrale leicht konvex zu laufen. Die Seitendoppellinien sind häufig ausgebildet, sie erstrecken sich von einem apexnahen Punkt weit in Richtung Alveole. Die beiden Furchen sind in ihrem gesamten Verlauf gleich ausgebildet, im Alveolarbereich verlaufen sie zu einer flachen Furche. Der Apex liegt zentral, die ortholineat verlaufende Apikallinie ebenfalls. Der Phragmokon nimmt 1/5 bis 1/4 der Gesamtlänge des Belemniten ein. Im Bereich der maximalen Durchmesser ist der Querschnitt oval, der dorsoventrale Durchmesser ist geringer als der laterale."

Die ventrale Abflachung tritt bei adulten Formen <u>+</u> deutlich in Erscheinung, die Jugendformen sind im Bereich der maximalen Durchmesser eher rund, die in der Jugendzeit spitzkonischen Rostren nehmen erst im Verlauf der Ontogenie die clavate Form an.

Die Ventralfurche läuft in Richtung Spitze über die Lage der Embryonalblase hinaus, reicht also noch auf die Stammregion hinauf.

Bemerkungen: Bei diesem Vertreter handelt es sich um die Grundform, die im gesamten Ober-Hauterivium zu finden ist. Allerdings vollzieht sich im Laufe der Phylogenie eine deutliche Entwicklung zu relativ zierlichen Formen mit kleinem Apikalwinkel und geringer ventraler Abflachung. Die großwüchsigen Formen sind typisch für die Aegocriocerasschichten und die staffi-Zone, während in der gottschei- und discofalcatus-Zone kleinere Formen dominieren. Auf die Aufstellung einer neuen Art bzw. Unterart wurde verzichtet, da sich die Wachstumskurven und Apikalwinkelkurven der beiden Typen nicht wesentlich unterscheiden. Wohl macht Abb. 14 deutlich, daß das stratigraphisch jüngere Exemplar (Nr. 3) einen wesentlich geringeren Apikalwinkel als die beiden anderen Exemplare aufweist, allerdings zeigen die Steigungen der 3 Kurven keinerlei Unterschiede, die auf einen Wechsel im Bauplan hinweisen würden. Somit können die in stratigraphisch jüngeren Bereichen auftretenden Exemplare nicht von ontogenetisch jungen Formen der Aegocriocerasschichten und der tiefen staffi-Zone getrennt werden. Die phylogenetisch jungen Exemplare, die in Moorberg erstmalig gehäuft in "Population" H5 auftreten, werden als progressive Formen von Hibolites jaculoides s.str.SWINNERTON

verstanden. Beziehungen: die von zahlreichen Autoren vermutete Identität mit Belemnites subfusiformis RASPAIL besteht nicht.

Der von RASPAIL (1829) Taf. 8, Fig. 93 abgebildete Holotyp unterscheidet sich von Hibolites jaculoides s.str. SWINNERTON durch eine extrem lange Ventralfurche, die für den Formenkreis um H. jaculoides SWINNERTON untypisch ist. Der Punkt maximaler Durchmesser liegt bei Belemnites subfusiformis weit vom Apex.

Nach DUVAL-Jouve (1841) zeichnet sich der Formenkreis um Belemnites subfusiformis RASPAIL durch unterschiedliche Längen der Ventralfurchen aus, so daß DUVAL-JOUVE unter dem Namen B. subfusiformis RASPAIL auch einen Vertreter von H. jaculoides SWIN-NERTON abbildet.

Unter dem bearbeiteten Material fand sich kein Vertreter mit extrem langer Ventralfurche. Es scheint wahrscheinlich, daß B. subfusiformis RASPAIL und H. jaculoides SWIN. unterschiedliche Arten sind. Allerdings war bis zum Abschluß dieser Arbeit, trotz intensiver Bemühungen, ein direkter Vergleich der beiden Holotypen, von denen Hib. jaculoides s.str. SWIN. als Abguß vorlag, nicht möglich.

<u>Stratigraphisches Vorkommen:</u> Valanginium: Spitzbergen. Valanginium - Ober-Hauterivium: Deutschland, England, Frankreich, Tibet, Indien, Ost-Afrika. Hauterivium - Barrêmium: UdSSR. Unter-Barrêmium: Deutschland, England (Grenzbereich Haut. -Barrêm.).

Hibolites jaculoides var. torpedinus SWINNERTON, 1952

Taf.4, Fig.4, Taf.6, Fig.2, 3.

21936 Hibolites pilum POMPECKJ - BLÜTHGEN, S.38, Taf.7, Fig.8

1952 Hibolites jaculoides var. torpedinus SWINNERTON, S.58, Taf. 15, Fig.6-12

Derivatio nominis: Vom Autor nicht angegeben. Der Variationsname dürfte sich auf die torpedoähnliche Form der Apikalregion des Rostrums beziehen.

<u>Holotyp:</u> Original zu SWINNERTON 1952, S. 58-59, Taf.15, Fig.6 und 7, Geological Survey Museum, Nr. 17771.

<u>Maße des Holotyps</u>: Gesamtlänge = 69 mm, D max = 11,5 mm, B max = 12 mm, Apikalwinkel (direkt!) = 95°, Apikalwinkel $(\alpha_1 1) = 33°$.

Locus typicus: Speeton, Yorkshire (England)

<u>Stratum typicum:</u> Bed D1, unterstes Unter-Hauterivium <u>Material:</u> 5 Rostren Sammlung RAWSON, 4 Exemplare aus Bed 7E, 2 Dünnschliffe. Alle Exemplare vom Locus typicus, Gesamtlänge jeweils größer als 5 cm.

<u>Diagnose:</u> Hibolit mit deutlicher Keule, der maximale Durchmesser liegt nahe der Spitze. Die Apikalregion ist sehr klein, der Apikalwinkel relativ groß, der Apex ist obtus. Die Rostrenlänge dieser Variation beträgt mehr als das 6fache des maximalen Durchmessers. Im Alveolarbereich sind die Rostren sehr dünn, hier beträgt der Durchmesser nur ca. 1/3 des maximalen Durchmessers. Die Länge der Apikalregion beträgt nur das 1,5fache der maximalen Breite, der Apex ist obtus, der Winkel liegt bei ca. 95°.

Bemerkungen: Nach den Befunden scheint es sich um eine Form zu handeln, die eher auf den arktisch-borealen Bereich beschränkt ist. Im Valanginium von Spitzbergen treten Formen mit stark aufgeblähtem Rostrum auf, auch in Speeton ist diese Variation recht häufig, allerdings tritt sie hier erst im Hauterivium auf. SWINNERTON gibt für Speeton eine Verbreitung von C6-C4. Nach den Geländebefunden erscheint var. torpedinus nicht mehr im höheren Ober-Hauterivium, seine Fundmaxima liegen in der inversum-Zone. SWINNERTON bildet ein Exemplar aus dem lower B von Speeton unter dem Namen Hib. jac. var. torpedinus ab (Tafel XV, Figur 10), bei dem es sich wohl eher um eine kleinwüchsige Barrêmiumform aus dem Kreis um Hibolites aff. minutus SWINNERTON handeln dürfte. In Deutschland werden diese extrem aufgeblähten Formen nicht gefunden, verwandte Typen traten nur in den Aegocriocerasschichten und in der staffi-Zone auf. Die deutschen Valanginiumformen zeigen keine Ähnlichkeit mit den Funden von Spitzbergen.

<u>Beziehung:</u> Hibolites jac. var. torpedinus zeigt große Ähnlichkelt mit Hib. jac. var. cristatus (PAVLOW), var. cristatus zeichnet sich jedoch durch eine lange, deutlich ausgebildete Ventralfurche und Median- und Lateralkämme aus. In Hibolites jaculoides s.str. bestehen Übergangsformen, häufig wird eine exakte Unterscheidung durch eine intensive Abrollung der Rostren erschwert.

Auch zu Hibolites pistilliformis BLAINVILLE bestehen gewisse Ähnlichkeiten. Hibolites pistilliformis BLAINV. zeigt im Alveolarbereich jedoch eine sehr intensive Taillenbildung, die Keule ist bei der Art pistilliformis wesentlich geringer aufgebläht, der Punkt maximaler Durchmesser liegt bei var. torpedinus nahe am Apex, so daß bei dieser Variation im Gegensatz zu Hib. pistilliformis der Eindruck einer "endständigen Keule" hervorgerufen wird.

Unter dem bearbeiteten Material fand sich kein Vertreter der Variation cristatus bzw. der Art pistilliformis.

<u>Stratigraphisches Vorkommen:</u> Valanginium - tiefes Ober-Hauterivium (=staffi-Zone).

Regionale Verbreitung: England, Spitzbergen, Deutschland.

Hibolites jaculoides var. depressirostris SWINNERTON, 1952

Taf. 5, Fig. 1, 2

1952 Hibolites jaculoides var. depressirostris SWINNERTON,

S. 59-60, Taf. 15. Fig. 13, 17

Derivatio nominis: Vom Autor nicht angegeben, der Name bezieht sich wohl auf die deutliche Abflachung dieser Variation. <u>Holotyp</u>: Original zu SWINNERTON 1952, S. 59-60, Tafel XV, Fig. 16 und 17, Geological Survey Museum, Nr. 17280. <u>Maße des Holotyps</u> (nach Photo): Gesamtlänge = ca. 94,5 mm, D max = ca. 10,2 mm, B max = ca. 13,1 mm, Apikalwinkel (α_1 ¹) = 25^o.

<u>Stratum typicum</u>: Speeton Clay, Horizont unbekannt. <u>Material</u>: 3 Rostren aus den Aegocriocerasschichten von Moorberg (H1), 1 Exemplar aus der staffi-Zone von Stöcken, 4 Exemplare aus bed C7E von Speeton, 2 Exemplare Sammlung RAWSON aus Speeton.

<u>Diagnose:</u> Hibolit mit <u>+</u> keulenförmigem Rostrum, Ventralseite stark abgeflacht, Abflachung erstreckt sich noch auf den Apikalbereich. Apikallänge mäßig groß.

<u>Beschreibung</u> (nach SWINNERTON 1952, S. 59-60): Diese Variation ist durch eine deutlich abgeflachte Stamm- und Apikalregion gekennzeichnet. Der maximale Durchmesser liegt mäßig weit vom Apex entfernt, der Apex selbst ist relativ spitz. Die Seitendoppellinien sind mitunter stark betont, entweder aufgrund der Vertiefung der Furchen oder durch eine stärkere Entwicklung einer der beiden marginalen Rücken. Spuren eines Mediankammes können mitunter auf der Dorsal- oder Vetralseite beobachtet werden.

Bemerkungen: Da Übergänge zu Hibolites jaculoides s.str. SWINN. bestehen, erscheint es ratsam, diese Form als Variation zu deuten.

Beziehungen: Die Variation depressirostris tritt sowohl in Speeton als auch in Deutschland immer zusammen mit Hib. jaculoides s.str. auf, hat allerdings eine geringere stratigraphische Verbreitung als letzterer.

Nach SWINNERTON nimmt diese Variation eine Übergangsstellung zwischen Hib. jaculoides s.str. und Hib. jaculoides var. cristatus ein, wobei die letzte Form in keinem der Profile gefunden wurde.

Hib. jaculoides var. cristatus zeichnet sich durch eine größere Aufblähung aus, die nahe der Spitze liegt. Der Apikalwinkel ist bei dieser Form, die sich von var. torpedinus durch einen ventralen oder lateralen Mediankamm unterscheidet, der später in eine Furche übergehen kann, relativ groß.

<u>Stratigraphisches Vorkommen:</u> Unter-Hauterivium - staffi-Zone. <u>Regionale Verbreitung:</u> England, Deutschland.

Hibolites jaculoides var. stylirostris SWINNERTON, 1952

Taf. 5, Fig. 3

1952 Hibolites jaculoides var. stylirostris SWINNERTON, S. 57-58, Taf.14, Fig. 14-16, Taf.15, Fig.1-5

Derivatio nominis: Vom Autor nicht angegeben. Der Name stammt wohl von dem griechischen Wort styl = Säule, Pfeiler ab und bezieht sich dann auf die Verjüngung des Rostrums zum Apex. <u>Holotyp:</u> Original zu SWINNERTON 1952, S. 57-58, Taf. XV, Fig. 3 und 4, Geological Survey Museum, Nr. 17282. <u>Maße des Holotyps:</u> Gesamtlänge = 85 mm, D max (nach Photo) = ca. 8 mm, B max (nach Photo) = ca. 9 mm, Apikalwinkel (direkt!) = 22° , Apikalwinkel (α_1 1) = 14° .

Locus typicus: Speeton, Yorkshire (England).

Stratum typicum: Speeton Clay, "bed unknown".

Material: 5 Exemplare Sammlung RAWSON aus dem Speeton Clay, 5 Exemplare aus bed C7E von Speeton, 5 Exemplare aus den Aegocriocerasschichten von Moorberg, 2 Exemplare aus der staffi-Zone von Moorberg.

<u>Diagnose:</u> Hibolit mit annähernd zylindrisch geformtem Rostrum, geringer Apikalwinkel, maximaler Durchmesser weit von der Spitze entfernt.

Beschreibung (nach SWINNERTON 1952, S. 57-58): Diese Variation zeichnet sich durch ein dünnes, langes Rostrum aus, das die 8 - 9fache Länge des maximalen Durchmessers hat. Aufgrund der geringen Aufblähung erscheint die Stammregion annähernd zylindrisch. Der maximale Durchmesser liegt um mindestens das dreifache seines Betrages vom Apex entfernt. Die Seiten der Alveolarregion verlaufen fast gerade zur Spitze, der Apikalwinkel ist klein, normalerweise beträgt er 20°, aber er kann zwischen 10° und 30° schwanken.

<u>Beziehungen:</u> Die stratigraphische Reichweite dieser Variation ist sowohl in Speeton als auch in Deutschland auf das tiefere Ober-Hauterivium beschränkt, wo diese Formen zusammen mit Hibolites jaculoides s.str. vorkommen. Da fließende Übergangsformen zu Hib. jaculoides s.str. bestehen, erscheint es angebracht, diese Form weiterhin als Variation zu bezeichnen. <u>Stratigraphisches Vorkommen:</u> Aegocriocerasschichten - staffi-Zone.

Regionale Verbreitung: England, Deutschland.

9. ÖKOLOGIE, PALÄOBIOGEOGRAPHIE

9.1. ÖKOLOGIE

Alle bearbeiteten Aufschlüsse liegen ausnahmeslos in toniger Fazies, die mitunter leicht erhöhte Karbonatanteile aufweist. Im Laufe der Aufsammlungsarbeiten fiel jedoch auf, daß die Hiboliten in den verschiedenen Profilen unterschiedlich häufig auftreten. So erscheinen die Hiboliten z.B. in den Aegocriocerasschichten von Moorberg und Speeton extrem häufig, in den zeitgleichen Ablagerungen von Niedernwöhren konnten hingegen trotz intensiver Suche nur 4 Exemplare gefunden werden. Bei einem Vergleich der paläogeographischen Lage der einzelnen Fundpunkte ergab sich, daß die Profile mit armen Hibolitenfaunen in die küstenferneren Bereiche des niedersächischen Unterkreide-Beckens einzuordnen sind, während die Aufschlüsse mit zahlreichen Hiboliten sich eher auf den Randbereich bzw. die Flachwasserregionen beschränken. Aus dem Rahmen scheinen die Fundlikalitäten Stöcken und Helgoland zu fallen, die zwar küstenfern lagen, jedoch durch die vielen Hibolitenfunde bekannt sind. In diesen Fällen dürfte die Randlage an Salzstöcken, die auch für Moorberg kennzeichnend ist, zu Flachwasserbedingungen geführt haben.

Flachwasserbereiche

Moorberg Helgoland Ihme Speeton Stöcken tiefere Beckenbereiche Niedernwöhren Jetenburg

Bisher wurde von den Belemniten angenommen, daß sie aufgrund einer vorwiegend nektonischen Lebensweise als aktive Schwimmer unabhängiger von ökologischen Faktoren sind als z.B. die Ammoniten (SPAETH 1971a, S. 81). In dem Beckenprofil von Niedernwöhren traten die Aegocrioceraten als einzige Tiergruppe recht häufig auf, während alle anderen Tiergruppen nur selten gefunden wurden. Die Ammoniten scheinen also ökologisch wesentlich unabhängiger zu sein als z.B. die Hiboliten, die ökologisch bedingt, an Flachwasserregionen gebunden sind. In Moorberg erscheinen die Hiboliten vereinzelt in der regale-Zone, ca 25 cm unter den ersten Aegocrioceraten wurden sie erstmalig häufiger gefunden. Das Unter-Hauterivium von Moorberg zeichnet sich durch Artenarmut aus, erst zu Beginn der Aegocriocerasschichten wechselt das Faunenbild grundlegend (z.B. treten Thracien massenweise auf). Die Hiboliten scheinen also nicht primär die Flachwasserregionen zu bevorzugen, sondern sind wohl eher an artenund individuenreiche Biotope gebunden, da hier eine günstigere Nahrungsquelle vorhanden ist. Nach NAEF (1922) handelt es sich bei den Belemniten um ausgesprochene Räuber und reine Fleischfresser, deren Nahrung vor allem aus Fischen, Krebsen und Gattungsgenossen bestand. NAEF (1922) hält die Belemniten für nektonische Formen der Meeresoberfläche und Küstenzonen, von der sich nur besonders spezialisierte Formen losmachen konnten.

Nach STEVENS (1963) dürften größere Tiefseebereiche für die Belemniten echte Barrieren gebildet haben, da nicht immer ein Faunenaustausch zwischen den einzelnen biogeographischen Reichen erfolgte. STEVENS (1965) betont aufgrund von $0^{18}/0^{16}$ -Untersuchungen am Calcit einiger Rostren die Temperaturabhängigkeit und somit Verbreitung gewisser Gattungen, nach SPAETH (1971b) sind die Belemnitenrostren jedoch wegen ihrer diagenetisch bedingten Zementierung mit Calcit , trotz der vernünftig erscheinenden Paläotemperaturwerte, ungeeignet für derartige Untersuchungen.

Das massenhafte Auftreten adulter Rostren in tonigen Flachwasser-Sedimenten wird z.T. als Massensterben geschlechtsreifer Tiere nach der Eiablage gedeutet (SPAETH, 1971a), bei Anreicherung von Jugendrostren kann auch mit Vergiftung gerechnet werden. Da die Hiboliten aber sowohl in Moorberg als auch in Speeton im gesamten Profil häufig auftreten, erscheint die Annahme, daß die Tiere in Schwärmen lebten, wie es NAEF (1922) vorschlägt, sehr wahrscheinlich.

9.2. PALÄOBIOGEOGRAPHIE

STEVENS (1963, 1973) unterscheidet für den Jura und die Kreide drei durch unterschiedliche Belemnitenfaunen charakterisierte Großbereiche: 1. boreales Reich (Russland, Nord-Europa, Grönland, Nord-Amerika), 2. Tethys (Süd- und Zentraleuropa, Ostafrika, Madagaskar, Indien), 3. indopazifisches Reich. Im Malm sind die Hiboliten seit dem Kimmeridgium auf den Thetisbereich beschränkt, eine Ausdehnung erfolgt von Europa nach Australien und Neu-Seeland, im borealen Bereich erscheinen die Hiboliten erst wieder im Valanginium. Auf König-Karls-Land (Spitzbergen) wurden in den Polyptychitenschichten des höheren Unter-Valanginiums reiche Hibolitenfaunen gefunden. SAKS und NALNYAEVA (1966) schließen zu diesem Zeitpunkt eine Einwanderung über die Uralstraße aus, da hierim Valanginium Funde fehlen, und nehmen als Wanderweg den Atlantik an, da die Hiboliten Provinz fehlen

- 107 -
(Ost- und Westeuropa, Grönland). STEVENS (1973) schließt sich dieser Auffassung an und deutet den Befund sogar plattentektonisch.

Allerdings erwähnt STOLLEY schon 1926 zwei Hibolitenfragmente aus den Astierien- und Dichotomitenschichten und in einer weiteren Arbeit geht STOLLEY (1935) auf mehrere Valanginhiboliten ein, die nach seiner Meinung schon in den Polyptychitenschichten von NW-Deutschland auftreten. Auch KEMPER (1976) erwähnt mehrere Hibolitenfunde aus dem tonigen Zwischenmittel des unteren Ober-Valanginiums aus dem Bentheimer Raum. Diese Beobachtungen konnten durch einige Hiboliten aus der Sammlung des Niedersächsischen Landesmuseums bestätigt werden. Vor allem die Exemplare aus Gronau (Westfalen) sind von besonderem Interesse, da das erste Erscheinen der Hiboliten in NW-Deutschland in die Platylenticerasschichten fallen würde (vorausgesetzt die Etiketten sind richtig beschriftet).

Auch in Speeton treten die Hiboliten schon im Valanginium auf (Abb. D4). Eine exakte Aussage ist hier allerdings nicht möglich, da es sich um einen Kondensationshorizont im Bereich der Platylenticerasschichten und Polyptychitenschichten handelt.

Nach KEMPER (mdl. Mitteilung) ist aufgrund der Angaben von BLÜTHGEN (1936) und STOLLEY (1938) über das Vorkommen von Spitzbergen nicht unbedingt auf Unter-Valanginium zu schließen. Frühes Unter-Valanginium ist nicht auszuschließen, d.h. die Hiboliten von Spitzbergen sind nicht unbedingt älter als die eindeutig datierten Funde aus NW-Deutschland. Eine Einwanderung der mediterranen Hiboliten im höheren Unter-Valanginium über die Karpatenstraße ist also nicht auszuschließen. Möglicherweise treten die Hiboliten in Deutschland nur deshalb relativ selten auf, weil ein großer Teil der Aufschlüsse in der Beckenfazies, ökologisch also ungünstig für die Hiboliten liegt. Aus Polen sind noch keine Hiboliten aus dem Valanginium bekannt, wahrscheinlich liegen hier die Verhältnisse ähnlich wie in Deutschland.

Diese Aussage steht in gutem Einklang mit der Tatsache, daß die Hiboliten im Valanginium von Nordamerika nicht auftreten bzw. bisher noch nicht gefunden wurden (briefl. Mitteilung von Dr. J.A. JELETZKY).

Auffallend ist, daß die Hiboliten aus dem deutschen Valanginium im Gegensatz zu den von BLÜTHGEN abgebildeten Formen relativ schlank sind, allerdings standen nur einige Exemplare zur Verfügung.

Die Hiboliten scheinen weniger temperaturabhängig zu sein als z.B. die Duvalien, da letztere mit den Hiboliten zusammen im Tithonium der Tethys vorkommen, aber im Valanginium nicht mit in das boreale Reich einwandern. Die Duvalien erscheinen erst mit der Apttransgression in NW-Deutschland.

Mit Beginn des Hauteriviums erscheinen die Hiboliten häufiger im Niedersächsischen Becken, um dann ihren Höhepunkt in den Aegocriocerasschichten zu erreichen. Im Barrêmium NW-Deutschlands sind kleine, endemische Hibolitenfaunen typisch, die wohl dem Formenkreis um Hibolites aff. minutus SWINNERTON angehören. KRIMHOLZ (1939) hält diese kleinwüchsigen Barrêmiumformen allerdings für Vertreter der Gattung Mesohibolites. Gleichzeitig treten neue boreale Formen (Oxyteuthis und Aulacoteuthis) auf, die im Barrêmium dominieren. Diese Entwicklung steht in gutem Einklang mit der Tatsache, daß im Barrêmium die Temperaturen abnehmen, wovon die Hiboliten als mediterrane Formen betroffen wurden. Weiterhin wurde die direkte Verbindung zur Tethys über die polnische Straße unterbrochen, so daß aus dem "Entwicklungszentrum" in Zentral- und Südeuropa kein "genetischer Nachschub" einwandern konnte (vgl. MICHAEL 1978).

10. ZUSAMMENFASSUNG

Grundlage der Untersuchung der Gattung Hibolites aus dem Ober-Hauterivium von NW-Deutschland bilden etwa 1400 aus eigenen Aufsammlungen in Niedersachsen und Yorkshire (England) stammende Rostren.

Wie aus den Untersuchungen zur Ontogenie und Phylogenie hervorgeht, unterliegen die Hiboliten im Ober-Hauterivium in beiden Profilen einer gerichteten Tendenz zur Abnahme aller charakteristischen Einzelgrößen. Auch die zu Vergleichszwecken herangezogenen "Populationen" von Ihme und Stöcken passen sich gut in dieses Bild ein. Alle variationsstatistisch ausgewerteten Merkmale zeigen deutliche Tendenzen zur Verkleinerung ihrer Werte im Verlauf der Phylogenie. Aus breiten, großwüchsigen Formen mit einem großen Apikalwinkel, die in den Aegocriocerasschichten dominieren, gehen die schmalen, schlanken Formen der gottschei-Zone und der discofalcatus-Zone hervor. Insbesondere die Population der Aegocriocerasschichten zeigt für diesen Bereich typische Formen, die gut für parastratigraphische Gliederungszwecke herangezogen werden können. Auf die Aufstellung einer neuen Art wurde verzichtet, da die aus Dünnschliff-Photos gewonnenen Wachstums- und Apikalwinkel-Kurven der einzelnen, aus stratigraphisch verschieden alten Populationen stammenden Rostren keine Unterschiede zeigen.

Revisionsbedürftig erscheinen die von SWINNERTON (1952) aufgestellten stratigraphischen Reichweiten der Variationen Hibolites jaculoides var. torpedinus SWIN., Hib. jac. var. depressirostris SWIN., Hib. jac. var. stylirostris SWIN., die nur bis in die staffi-Zone reichen. Außerdem treten diese Formen, abgesehen von der Variation depressirostris, häufiger in England auf, während sie in NW-Deutschland extrem selten sind. Die Hiboliten treten erstmalig gesichert im tiefen Ober-Valanginium in NW-Deutschland auf, wahrscheinlich erscheinen sie aber schon in den Platylenticerasschichten. Damit wird die Annahme, daß die mediterranen Hiboliten über den Atlantik einwanderten, hinfällig, vielmehr erfolgte die Einwanderung über die Karpatenstraße.

Da die Belemniten aufgrund ökologischer Faktoren offenbar an Flachmeere gebunden sind, treten sie in küstennahen Gebieten häufiger auf als im tieferen Bereich des NW-deutschen Unterkreidebeckens.

11. ANGEFÜHRTE SCHRIFTEN

ABEL, O. (1916): Paläobiologie der Cephalopoden aus der Gruppe der Dibranchiaten. - 281 S., Jena (Fischer)

- BÄHR, H. H. (1964): Die Gattung Simbirskites (Ammonoidea) im Ober-Hauterive Nordwestdeutschlands. - Diss. TH Braunschweig, 191 S., 59 Abb., 5 Tab., 9 Taf., 5 Anl., Braunschweig.
- BETTENSTAEDT, F. (1962): Evolutionsvorgänge bei fossilen Foraminiferen. - Mitt. geol. Staatsinst. Hamburg, <u>31</u>: 385-460, 18 Abb., Hamburg.
- BLAINVILLE, H.D. de (1827): Mémoire sur les Bélemnites considerées zoologiquement et géologiquement. - 136 S., 5 Taf., Paris.
- BLÜTHGEN, J. (1936): Die Fauna und Stratigraphie des Oberjura und der Unterkreide von König-Karl-Land. - 91 S., 2 Abb., 1 Tab., 8 Taf., Grimmen (Pommern).
- BOEKSCHOTEN, G.J. (1971): Über Cölestin im Dogger von Sarstedt. - Ber. naturhist. Ges., 115: 11-13, 1 Abb., Hannover.

- BÜLOW-TRUMMER, E.v. (1920): Cephalopoda dibranchiata. -Fossilium Catalogus 1: Animalia, Pars 11, 313 S., Berlin (Junk).
- CHRISTENSEN, E. (1925): Neue Beiträge zum Bau der Belemniten. -N. Jb. Min., Geol. u. Paläont., Beil.-Bd., <u>51</u>: 118-158, Taf. 4-6, Stuttgart.
- DUVAL-JOUVE, J. (1841): Bélemnites des Terrains Crétacés Inférieurs des environs de Castellane (Basses-Alpes). -Acad. Sci. dans la Séance du 30 Aout 1841, 80 S., 12 Taf., Paris.
- ERNST, G. (1964): Ontogenie, Phylogenie und Stratigraphie der Belemnitengattung Gonioteuthis BAYLE aus dem nordwestdeutschen Santon/Campan. - Fortschr. Geol. Rheinld. u. Westf., <u>7</u>: 113-174, 24 Abb. 4 Tab., 4 Taf., Krefeld.
- FLETCHER, B.N. (1969): A lithological subdivision of the Speeton Clay C Beds (Hauterivian), East Yorkshire. -Proceed. Yorksh. geol. Soc., 37: 323-327, Leeds.
- GRADE, U. (1968): Der Formenwandel der Belemnitengattung Aeroteuthis STOLLEY in der nordwestdeutschen Unterkreide. - Diss. TH Braunschweig, 126 S., 33 Abb., 16 Tab., 3 Taf., 10 Anl., Braunschweig.
- HÜCKEL, U. u. HEMLEBEN, Chr. (1976): Diagenetische Spurenelement-Verschiebungen und Veränderungen der Skelett-Strukturen bei Belemniten-Rostren. - Zbl. Geol. u. Paläont., II, 1976: 362-365, 1 Abb., Stuttgart.
- IMMEL, H. (1978): Die Crioceratiten (Ancyloceratina, Ammonoidea) des mediterranen und borealen Haterive-Barreme (Unterkreide). - In Vorbereitung in: Palaeontographica, Stuttgart.
- .--. (1978): Die Ammonitengliederung des mediterranen und borealen Hauterive und Barrême unter besonderer Berücksichtigung heteromorpher Ammoniten der Gattung Crioceratites. - In Vorbereitung in: Newsletters on Stratigraphy, Leiden.
- JELETZKY, J.A. (1966): Comparative Morphology, Phylogeny and Classification of Fossil Coleoidea. - Univ. Kansas Paleont. Contrib., Mollusca, <u>7</u>, 162 S., Taf. 1-25, Fig. 1-15, Kansas, USA.
- KEMPER, E. (1961): Die Ammonitengattung Platylenticeras (=Garniera). Mit einem Beitrag zur Stratigraphie und Bionomie ihrer Schichten (Untere Kreide, mittleres Valendis). - Beih. geol. Jb., <u>47</u>, 195 S., 18 Taf., 71 Abb., 3 Tab., Hannover.
- .--. (1973): The Valanginian and Hauterivian stages in northwest Germany. - In: The Boreal Lower Cretaceous (ed. R. CASEY & P.F. RAWSON), Geol. Journ., Spec. iss., <u>5</u>: 327-344, 4 Abb., 2 Tab., Liverpool.

- KEMPER, E. (1976): Geologischer Führer durch die Grafschaft Bentheim und die angrenzenden Gebiete mit einem Abriß der emsländischen Unterkreide. - 206 S., 42 Abb., 13 Tab., 33 Taf., 5. Aufl., Nordhorn/ Bentheim.
- KEMPER, E., RAWSON, P.F., SCHMID, F., SPAETH, Chr. (1974): Die Megafauna der Kreide von Helgoland und ihre biostratigraphische Deutung. - Newsl. Stratigr., 3, (2): 121-137, 2 Tab., Leiden.
- KEMPER, E., RAWSON, P.F., THIEULOY, J.-P. (1978): Ammonites of tethyan ancestry in the Valanginian and Hauterivian of NW-Europe. - In Vorbereitung in: Palaeontology.
- KENNEDY. W.J. (1967): Burrows and surface traces from the Lower Chalk of Southern England. - Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Geol., <u>15</u>, (3): 127-167, 9 Taf., 7 Abb., London.
- KILIAN, W. (1907): Unterkreide (Palaeocretacium). 1. Lfg. -In: F. FRECH, Lethaea geognostica. II. Mesozoikum: 3. Kreide, 1. Abt., 398 S., 14 Taf., Stuttgart.
- KRIMHOLZ, G.J. (1939): Die Unterkreidebelemniten des Kaukasus. - Monographien zur Paläontologie der UdSSR, Bd. <u>67</u>, 1. Die Belemniten der mesozoischen Ablagerungen der UdSSR, 123 S., Leningrad, Moskau. (deutsche Übersetzung).
- KUMM, A. (1936): Die Schichtenfolge im Kanaleinschnitt bei Wenden. - Jb. preuß. geol. L.-Anst., <u>57</u>: 14-47, Berlin.
- MICHAEL, E. (1974): Zur Palökologie und Faunenführung im westlichen Bereich des norddeutschen Unterkreide-Meeres. - Geol. Jb., A, <u>19</u>: 1-68, 9 Abb., 1 Tab., 3 Taf., Hannover.
- .--. (1978): Mediterrane Fauneneinflüsse in den borealen Unterkreide-Becken Europas, besonders Nordwestdeutschlands. - Unt. Kreide-Symposium (im Druck).
- MÜLLER, A.H. (1951): Diagenetische Untersuchungen in der obersenonen Schreibkreide von Rügen. - Abh. geol. Dienst Berlin, N.F., 228: 1-29, 4 Taf., Berlin.
- MÜLLER-STOLL, H. (1936): Beiträge zur Anatomie der Belemnoidea. - Nov. Act. Leopoldina, N.F., <u>4</u>, (20): 157-226, 5 Abb., 14 Taf., Halle.
- NAEF, A. (1922): Die fossilen Tintenfische. 322 S., 101 Abb., 1 Taf., Jena (Fischer).
- NEALE, J.W. (1974): Cretaceous. In: The geology and mineral resources of Yorkshire. (ed. D.H. RAYNER & J.E. HEMINGWAY), Yorkshire Geol. Soc.: 225-243.

- PAVLOW, A.P. u. LAMPLUGH, G.W. (1892): Argiles de Speeton et leurs équivalents. - Byull. mosk. Obshch. Ispyt. Prir., N.S., <u>5</u>: 181-276, :455-529. 11 Taf., Moskau.
- PHILLIPS, J. (1829, 1835): Illustrations of the Geology of Yorkshire; or a description of the strata and organic remains of the Yorkshire coast. - 129 S., 14 Taf., 1st ed. York, 2nd ed. York.
- PINCKNEY, G. & RAWSON, P.F. (1974): Acroteuthis assemblages in the Upper Jurassic and Lower Cretaceous of northwest Europe. - Newsl. Stratigr., <u>3</u>, (3): 193-204, 3 Abb., Leiden.
- QUENSTEDT, F.A. (1846-1849): Petrefaktenkunde Deutschlands: 1, Die Cephalopoden. - 580 S., m. 1 Atlas, 36 Taf., Tübingen (Fues).
- RASPAIL, F.V. (1929): Histoire naturelle des Bélemnites, accompagnée de la déscription et de la classification des espèces, que M.Emeric de Castellane a recueillies dans les Basses-Alpes de Provence. - Annal. sci. d'observation, <u>I</u>: 271-331, 3 Taf., Paris.
- RAWSON, P.F. (1971a): Lower Cretaceous Ammonites from northeast England: the Hauterivian genus Simbirskites. -Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geol., <u>20</u> (2): 25-86, 10 Abb., 12 Taf., London.
- .--. (1971b): The Hauterivian (Lower Cretaceous) biostratigraphy of the Speeton Clay of Yorkshire, England. - Newsl. Stratigr., 1(4): 61-76, 3 Abb., Leiden.
- .--. (1974): Hauterivian (Lower Cretaceous) ammonites from Helgoland. - Geol. Jb., A 25: 55-83, 1 Tab., 4 Taf., Hannover.
- .--. (1975): Lower Cretaceous ammonites from northeast England: the Hauterivian heteromorph Aegocrioceras. - Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geol., <u>26</u> (4): 131-159, 3 Abb., 6 Taf., London.
- SAKS, V.N. & NALNYAEVA, T.I. (1966): Upper Jurassic and Lower Cretaceous belemnites of northern U.S.S.R. Genera Pachyteuthis and Acroteuthis. - Nauka, Moscow and Leningrad, 260 S., 40 pls., (in Russian).
- SCHUMANN, H. (1974): Die Belemniten des norddeutschen Lias gamma. - Geol. Jb., A <u>12</u>, 85 S., 35 Abb., 8 Taf., Hannover.
- SCHWETZOFF, M.S. (1913): Les Bélemnites infracrétacées de l'Abkhasie (Gagry-Soukhoum). - Annuaire Géol.Minér. Russie, <u>15</u> (2-3): 43-74, 4 Taf., Novo-Alexandria (Russ. m. französ. Zusfssg.).

- SEILACHER, A. (1968): Swimming Habits of Belemnites. Recorded by Boring Barnacles. - Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol., <u>4</u>, 4, (1968): 279-285, 5 Abb., Amsterdam (Elsevier).
- SPAETH, CHR. (1971a): Untersuchungen an Belemniten des Formenkreises um Neohibolites minimus (MILLER 1826) aus dem Mittel- und Ober-Alb Nordwestdeutschlands. -Beih. geol. Jb., <u>100</u>, 127 S., 27 Abb., 1 Tab., 9 Taf., Hannover.
- .--. (1971b): Aragonitische und calcitische Primärstrukturen im Schalenbau eines Belemniten aus der englischen Unterkreide. - Paläont. Z., <u>45</u> (1/2): 33-40, 1 Abb., 3 Taf., Stuttgart.
- .--. (1973): Weitere Untersuchungen der Primär- und Fremdstrukturen in calcitischen und aragonitischen Schalenlagen englischer Unterkreide-Belemniten. -Paläont. Z., 47, (3/4): 163-174, 3 Taf. Stuttgart.
- .--. (1975): Zur Frage der Schwimmverhältnisse bei Belemniten in Abhängigkeit vom Primärgefüge der Hartteile.
 - Paläont. Z., <u>49</u>, (3): 321-331, 2 Abb., 1 Taf., Stuttgart.
- STEVENS, G.R. (1963): Faunal Realms in Jurassic and Cretaceous Belemnites. - Geologic. Mag., 100, (6): 481-497, 8 Abb.
- .--. (1965): The Jurassic and Cretaceous Belemnites of New Zealand and a Review of the Jurassic and Cretaceous Belemnites of the Indo-Pacific Region. -New Zealand geol. Surv., Palaeont. Bull., <u>36</u>, 243 S., 43 Fig., 25 Taf., Wellington.
- .--. (1973): Cretaceous Belemnites. In: Atlas of Palaeobiogeography (ed. A. HALLAM): 385-401, 5 Tab., 1 Taf., Amsterdam-London-New York.
- STOLLEY, E. (1911): Studien an den Belemniten der unteren Kreide Norddeutschlands. - 4. Jber. niedersächs. geol. Ver.: 174-191, 2 Taf., Hannover.
- .--. (1919a): Die Systematik der Belemniten. 11. Jber. nieders. geol. Ver.: 1-59, 1 Tab., Hannover.
- .--. (1919b): Die Hiboliten und Neohiboliten der unteren Kreide in der Lethaea geognostica. - 12. Jber. nieders. geol. Ver.: 1-20, 1 Taf., Hannover.
- .--. (1925): Beiträge zur Kenntnis der Cephalopoden der norddeutschen unteren Kreide, I. Die Belemniten der norddeutschen unteren Kreide. 2. Die Oxyteuthidae des norddeutschen Neokoms. - Geol. paläont. Abh., N.F., 14: 177-212, 8 Taf., Jena.
- .--. (1926): Die leitenden Belemniten des norddeutschen Neokoms. - 17. Jber. niedersächs. geol. Ver.: 112-126, Hannover.

- STOLLEY, E. (1927): Zur Systematik und Stratigraphie mediangefurchter Belemniten. - 20. Jber. niedersächs. geol. Ver.: 111-136, 1 Taf., Hannover.
- .--. (1938): Zur Kenntnis der arktischen Belemniten von König-Karls-Land. - Zbl. Min. etc., Abt. B, <u>1</u>: 19-28, Stuttgart.
- STURZ-KÖWING, I. (1960): Variationsstatistische Untersuchungen an Belemniten des Lias zeta. - Meyniana, <u>9</u>: 1-12, 13 Abb., 1 Taf., 1 Tab., Kiel.
- SWINNERTON, H.H. (1936-1955): A Monograph of British Lower Cretaceous Belemnites. - Palaeontogr. Soc., T. 1-5, 86 S., 18 Taf., London.
- THIERMANN, A. (1963): Die Ammonitengattung Endemoceras n.g. aus dem Unter-Hauterive von Nordwest-Europa. - Geol. Jb., 81: 345-412, 28 Abb., 6 Taf., Hannover.
- VOLTZ, L.PH. (1830): Observations sur les Bélemnites. Mém. soc. d'hist. natur. Strasbourg, <u>1</u>, 70 S., Atlas m. 8 Taf., Paris.
- ZEDLER, B. (1959a): Mikropaläontologische Untersuchungen in den Unter-Kreide-Aufschlüssen Moorberg und Stöcken bei Hannover. - Ber. naturhist. Ges., <u>104</u>: 25-45, 4 Abb., Hannover.
- .--. (1959b): Zur Stratigraphie des Ober-Hauterive im Erdölfeld Georgsdorf (Emsland). - Erdöl und Kohle, 12, (11): 879-883, 1 Abb., Hamburg.

12. TAFELN 3 - 6 (TAFEL 7 IN TASCHE)

Die ungeschliffenen Rostren und photographisch kopierten Dünnschliffe wurden in natürlicher Größe wiedergegeben. Das aus eigenen Aufsammlungen stammende Material befindet sich in der Belegsammlung Paläontologie des Instituts für Geologie und Paläontologie der TU Hannover. Es ist mit laufender Nummer unter Fundort und Population geordnet, deren Kurzkennzeichnung am Ende der jeweiligen Tafelerläuterung in Klammern steht.

Fundorte:

Mo = Moorberg mit Populationen H1-H8 Sp = Speeton " C7Eu, C7Eo, C2E, C2D St. = Stöcken N. = Niedernwöhren

- Fig. 1: Phragmokon eines dorsoventral aufgespaltenen Exemplars von Hibolites jaculoides s.str. SWINNERTON. An dem deutlich gekammerten Phragmokon sitzt der blasenförmige Protokonch. Ventralseite unten. Stöcken, staffi-Zone, (St. 394).
- Fig. 2: Ausschnitt aus Fig. 1.
- Fig. 4: Dorsoventraler Dünnschliff von Hibolites jaculoides s. str. SWINNERTON durch den Protokonch. In apikaler Richtung verbreitet sich die Protokonchwand und daran anschließend liegen die adoral konkaven Anwachslagen des Primordialkegels wie Uhrgläser übereinander. Ventralseite unten. Moorberg, höchste gottschei-Zone, (Mo H8 6).

TAFEL 4

- Fig. 1: Hibolites jaculoides s. str. SWINNERTON. Abguß des Holotypen von SWINNERTON. Fig. 1a ventral, Fig. 1b lateral. Speeton, C7 = inversum-Zone. Original im British Museum (Nat. Hist.), no C.42313.
- Fig. 2: Hibolites jaculoides s. str. SWINNERTON. Fig. 2a ventral, Fig. 2b lateral. Speeton, C6 = untere speetonensis-Zone. leg. RAWSON, (CB 86).
- Fig. 3: Dorsoventraler Dünnschliff von Hibolites jaculoides s. str. SWINNERTON. Ventralseite unten. Stöcken, staffi-Zone, (St. 107).
- Fig. 4: Dorsoventraler Dünnschliff von Hibolites jaculoides var. torpedinus SWINNERTON. Ventralseite unten, Speeton, C7E = inversum-Zone, (Sp. C7Eo 8).
- Fig. 5: Dorsoventraler Dünnschliff von Hibolites jaculoides
 s. str. SWINNERTON. Ventralseite unten. Speeton,
 C2E = marginatus-Zone, (Sp. C2E 12).

Tafel 5

- Fig. 1: Hibolites jaculoides var. depressirostris SWINNERTON. Fig. 1a ventral, Fig. 1b lateral. Speeton, C7E = inversum-Zone. leg. RAWSON, (CB. 79).
- Fig. 2: Hibolites jaculoides var. depressirostris SWINNERTON. Fig. 2a ventral, Fig. 2b lateral. Speeton, C7E = inversum-Zone, (Sp. C7 Eu4).

Fig. 4: Hibolites jaculoides s.str. SWINNERTON. Fig. 5a ventral, Fig. 5b lateral. Moorberg, discofalcatus-Zone, (Mo. 16/I).

Tafel 6

- Fig. 1: Hibolites jaculoides s. str. SWINNERTON. Fig. 1a ventral, Fig. 1b lateral. Moorberg, gottschei-Zone, (Mo. H5 1).
- Fig. 2: Hibolites jaculoides var. torpedinus SWINNERTON. Fig. 2a ventral, Fig. 2b lateral. Speeton, C7E = inversum-Zone, (Sp. C7Eo 2).
- Fig. 3: Hibolites jaculoides var. torpedinus SWINNERTON. Fig. 3a ventral, Fig. 3b lateral. Speeton, C7E = inversum-Zone, (Sp. C7Eu 6).
- Fig. 4: Hibolites jaculoides var. torpedinus SWINNERTON. Fig. 4 a ventral, Fig. 4b lateral. Speeton, C9C = regale Zone. leg. RAWSON, (CB. 134).











