Beih. Ber. Naturh. Ges.	5	Keller-Festschrift	Hannover 1968

Der Formenwandel der Belemnitengattung Acroteuthis STOLLEY in der nordwestdeutschen Unterkreide

Von ULRICH GRADE*)

Mit 6 Abbildungen

Zusammenfassung

Ausgangspunkt der Untersuchungen waren 7 Ziegeleigruben des Valendis und Unter-Hauterive im Schaumburg-Lippischen Kreideland. Aus einem größeren Sammlungsmaterial dienten ca. 400 horizontierte Rostren zur Zusammenstellung eines 9 „Schichtpopulationen" umfassenden Evolutionsprofiles. Alle metrisch erfaßbaren Merkmale wurden in diesen „Populationen" variationsstatistisch auf ihr ontogenetisches und phylogenetisches Verhalten überprüft. Als besonders wichtig zur Charakterisierung erwiesen sich Längen, Durchmesser und Umrißwinkel sowie deren Kombinationen miteinander. Insgesamt gesehen ergibt sich trotz geringer Evolutionsgeschwindigkeit ein phasenhafter Entwicklungsablauf. Keines der vermessenen Merkmale zeigt über die gesamte „Populations"-Folge hinweg eine klar gerichtete Abwandlung. Erst die Kombination mehrerer Merkmale läßt einen klarer hervortretenden Formenfluß erkennen und ist zu stratigraphischen Aussagen brauchbar. Aus den variationsstatistischen Ergebnissen ist nicht zu ersehen, daß mehrere Arten der Gattung zu gleicher Zeit nebeneinander existierten, wie es bisher angenommen wurde.

Summary

Starting point of the investigation have been seven clay-pits of Valendis and Lower Hauterive age in the Cretaceous syncline of Schaumburg-Lippe. From a bigger collection 400 horizontally calibrated rostra of belemnites served to elaborate an evolution profile consisting of 9 socalled "Schicht-Populationen". All measurable criteria of these "populations" were checked on their ontogenetic and phylogenetic meaning by statistic methods. Length, diameter and angle of outline as well their combinations proved to be distinctive and of particular importance. Altogether it appears that phase-like trends of evolution had taken place while the tempo of evolution was slow. None of the measured features showed a clear evolutionary trend over the entire sequence of "populations". Only the combination of several features gives relief to a more distinct change of forms and provides a basis for stratigraphic determinations. The results arrived at by statistic methods give no evidence of the assumption that several species of the same genus had been living side by side at the same time as it was supposed so far.

*) Dipl.-Geol. U. GRADE, 33 Braunschweig, Institut für Geologie u. Paläontologie der T.U. Braunschweig, Pockelsstraße 4.

INHALT

1. Bisherige Untersuchungen und Zielsetzung der Arbeit
2. Fundorte und Stratigraphie des Fossilmaterials
3. Definition der untersuchten Merkmale
4. Ontogenie und Phylogenie der Rostrenformen
4.1 Schlanke und gedrungene Rostrenformen
4.2 Keulenförmige, subzylindrische bis subkonische Formen
4.3 Die übrigen Merkmale
5. Stratigraphische Bedeutung
6. Literatur

1. Bisherige Untersuchungen und Zielsetzung der Arbeit

Die Belemnitengattung *Acroteuthis* erscheint in der nordwestdeutschen Unterkreide in den höheren Platylenticeraten-Schichten des unteren Mittel-Valendis und erlischt nach den Angaben STOLLEYs (1925) in der unteren *strombecki*-Zone des untersten Barrême. STOLLEY stellte eine ganze Reihe von Arten auf (1925, 1937), denen er neben den Ammonoideen große stratigraphische Bedeutung zuerkannte. Durch Kriegsereignisse gingen jedoch sein Sammlungsmaterial und das Manuskript einer Monographie mit definitiven Beschreibungen und Abbildungen der Arten verloren, so daß alle Artnamen als nomina nuda zu gelten haben.

Bearbeitungen anderer Autoren (SWINNERTON 1936, 1937; BLÜTHGEN 1936; SACHS & NALJNJAJEWA 1966) stützten sich auf Fossilmaterial anderer Verbreitungsgebiete des borealen unterkretazischen Meeresraumes und begründeten ebenfalls eine Vielzahl sehr unterschiedlich gefaßter Arten. Diese lassen jedoch die morphologischen und phylogenetischen Zusammenhänge nur schwer erkennen und sind nicht ohne weiteres auf den nordwestdeutschen Raum zu übertragen.

Den zahlreichen bestehenden Arten noch weitere hinzuzufügen, kann nicht das Ziel vorliegender Untersuchung sein. Ihr Hauptanliegen ist es, mit statistischen Darstellungen an Hand eines genügend zahlreichen und stratigraphisch genauer datierten Materials Variabilität und Formenwandel in Ontogenie und Phylogenie des Formenkreises aufzuzeigen und auf dieser Grundlage seine stratigraphische Bedeutung zu überprüfen.

Die hier vorgelegten Untersuchungen sind nur der Extrakt einer weit umfangreicheren, durch zahlreiche variationsstatistische Diagramme unterbauten Dissertation. In allen Detailfragen muß deshalb auf diese kurz vor dem Abschluß stehende Arbeit verwiesen werden. Die Dissertation wurde von Herrn Prof. KELLER im Rahmen eines größeren Unter-Kreide-Programms des Braunschweiger Institutes angeregt. Ihm und seinen Mitarbeitern danke ich für das rege Interesse am Fortgang der Untersuchungen und ihre fachliche Unterstützung. Große Hilfe erfuhr ich auch durch Dr. Fr. SCHMID (Hannover) und die vom Niedersächsischen Landesamt für Bodenforschung sowie von den geologischen Instituten Hamburg und Göttingen bereitwilligst zur Verfügung gestellten Sammlungsmaterialien.

2. Fundorte und Stratigraphie des Fossilmaterials (Abb. 1)

Das der Bearbeitung zugrundeliegende Fossilmaterial stammt aus Aufschlüssen des zentralen Teiles des nordwestdeutschen Unterkreidebeckens, der

sogen. Schaumburg-Lippischen Kreidemulde und dem sich westlich der Weser anschließenden Gebiet. Es umfaßt die in schluffig-toniger Fazies entwickelten Schichten vom Mittel-Valendis bis Unter-Hauterive. Von einer Bearbeitung des höheren *Acroteuthis*-Profils im Ober-Hauterive und unterstem Barrême wurde zunächst abgesehen, weil hier eine exakte Trennung der nebeneinander vorkommenden Gat-

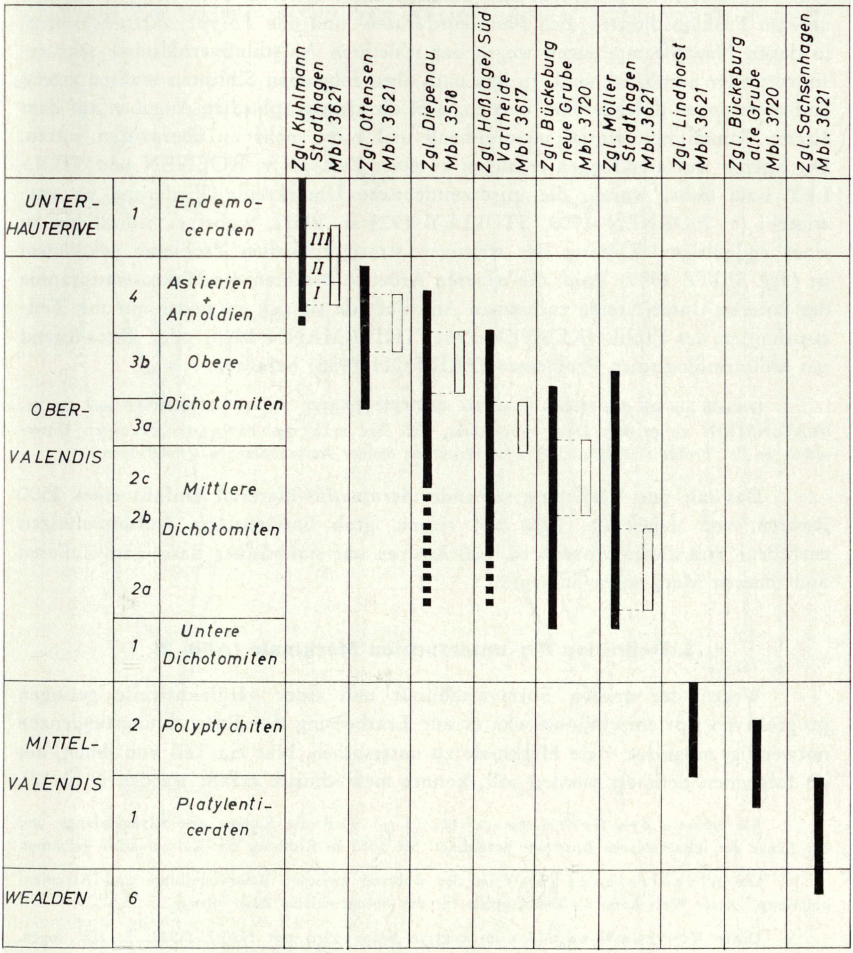


Abb. 1: Stratigraphische Übersicht der Aufschlüsse und der *Acroteuthis*-Aufsammlungsgruppen. Die Einhängung erfolgte im wesentlichen an Hand mikropaläontologischer Gutachten der Herren Dr. BARTENSTEIN, Prof. Dr. BETTENSTAEDT und Dr. PLUMHOFF. Die unausgefüllten Balken geben die Profilausschnitte der „Schichtgruppen-Populationen" wieder (in Zgl. Kuhlmann wurde das Material in die „Populationen" I—III unterteilt). Die unteren Schichten der Zgl. Haßlage/Süd und der Zgl. Diepenau gehen nach Literaturangaben (SEITZ 1949, ERKWOH 1956) bis zur Basis der Mittleren Dichotomiten-Schichten.

tungen *Acroteuthis* STOLLEY und *Oxyteuthis* STOLLEY problematisch ist und das bisher verfügbare Fossilmaterial zu einer Klärung bei weitem nicht ausreicht.

Es bestehen reichhaltige ältere Aufsammlungen, die im Niedersächsischen Landesamt für Bodenforschung und in den geologischen Instituten Göttingen und Hamburg aufbewahrt werden. Sie enthalten unter anderem auch Rostren aus den unteren Profilabschnitten, den *Platylenticeraten-* und den *Polyptychiten*-Schichten, in denen Neuaufsammlungen wegen der schlechten Aufschlußverhältnisse sehr erschwert oder unmöglich sind. In den nach oben folgenden Schichten mußten eigene Aufsammlungen durchgeführt werden, weil die stratigraphischen Angaben auf dem älteren Sammlungsmaterial unzureichend und nicht mehr zu überprüfen waren. Die älteren Aufsammlungen erfolgten zu einer Zeit, als v. KOENEN und STOLLEY noch dabei waren, die nordwestdeutsche Unterkreide-Gliederung zu entwickeln (v. KOENEN 1909, STOLLEY 1925 u. 1937), wobei es jedoch nie zu einer endgültigen Klärung der strittigen stratigraphischen Probleme gekommen ist (vgl. SEITZ 1949). Auch die neueren Arbeiten brachten die Makrostratigraphie der unteren Unter-Kreide zu keinem Abschluß, da sie sich entweder nur mit Teilausschnitten des Profils (KEMPER 1961, THIERMANN 1963) oder überwiegend mit sedimentologischen Problemen (ERKWOH 1956) befaßten.

Deshalb bin ich den Herren Prof. Dr. BETTENSTAEDT, Dr. F. PLUMHOFF und Dr. H. BARTENSTEIN zu großem Dank verpflichtet, daß ihre mikropaläontologischen Untersuchungen der Profile eine stratigraphische Datierung meiner Aufsammlungen ermöglichten.

Das mir zur Verfügung stehende *Acroteuthis*-Material umfaßt etwa 2500 Rostren, von denen ca. 1000 auf eigene, grob horizontierte Aufsammlungen entfallen. Von diesen wurden ca. 400 Rostren auf statistischer Basis nach äußeren und inneren Merkmalen untersucht.

3. Definition der untersuchten Merkmale (Abb. 2)

Wegen der großen Formvariabilität und einer vergleichsweise geringen progressiven Fortentwicklung war es zur Erarbeitung der Entwicklungstendenzen notwendig, möglichst viele Merkmale zu untersuchen. Nur ein Teil von ihnen, der im folgenden definiert werden soll, konnte meßtechnisch erfaßt werden (Abb. 2).

Als Länge des Gesamtrostrums (L_G) wird die Summe aus Alveolenlänge und der Länge des subalveolaren Rostrums bezeichnet. Sie wird in Richtung der Rostrumachse gemessen.

Die Alveolenlänge (L_A) ist der Abstand zwischen Embryonalblase und Alveolenmündung. Dieser Wert kann als Bezugsgröße für das ontogenetische Alter dienen.

Unter Rostrumlänge (L) im engeren Sinne wird mit NAEF (1922, S. 175, sogen. Rostrum s. str.) der Abstand zwischen Embryonalblase und Höhe des Apex verstanden.

Die lateralen bzw. dorsoventralen Rostrumdurchmesser (B u. H) wurden senkrecht zur Rostrumachse in Höhe der Embryonalblase vermessen. Sie fanden wie die Alveolenlänge als Bezugsgrößen Verwendung. Der Verhältniswert (B — H) : H gibt ein Maß für die dorsoventrale Abplattung.

Schlanke und gedrungene Rostren wurden mittels der Verhältniswerte aus Rostrumlänge s. str. und dorsoventralem Durchmesser unterschieden. Schlanke Formvarianten haben bei gleichem dorsoventralem Durchmesser einen größeren Schlankheits-Quotienten (L/H) als gedrungene Formvarianten.

Als ventrale Abflachung bezeichne ich die mehr oder weniger lanzettförmige Abflachung der Ventralseite des Rostrums, deren apikaler Teil, die ventrale Area, deutlicher begrenzt oder flach eingesenkt ist. Die max. Abflachungsbreite (b) und der mittlere

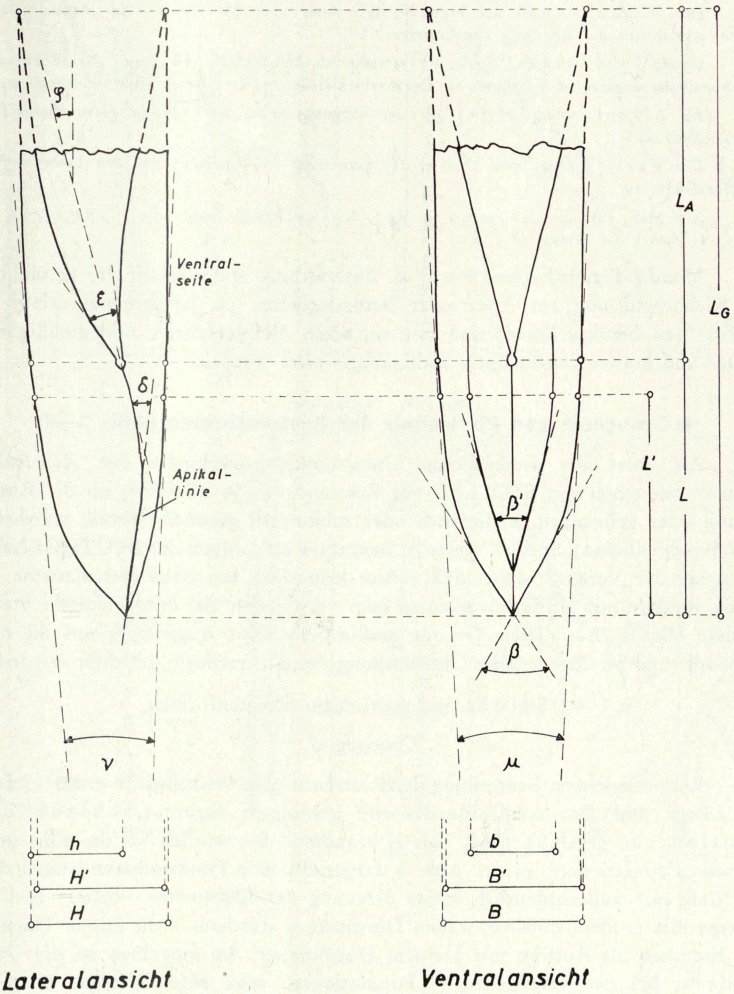


Abb. 2: Übersicht der vermessenen Merkmale (Erklärung der Symbole im Text).

Winkel (β'), mit dem die leicht geschwungenen Ränder der Area zum Apex konvergieren, dienen als Maß der Abflachung.

Die Länge der Apikalregion (L′) reicht von der Höhe der max. Abflachungsbreite bis zum Apex.

Die lateralen bzw. dorsoventralen Durchmesser der Apikalregion (B′ u. H′) wurden senkrecht zur Rostrumachse an der Stelle der max. Abflachungsbreite vermessen. Der Verhältniswert (B′—H′) : H′ kann gleichfalls als Maß für die dorsoventrale Abplattung verwendet werden.

Der Winkel (β) ist der max. Winkel, unter dem die Umrisse der Apikalregion in Dorsoventralansicht des Rostrums konvergieren.

Unter Umrißwinkel (μ u. ν) verstehe ich die Winkel, mit denen die in Höhe der Embryonalblase angelegten Tangenten in Dorsoventralansicht bzw. Lateralansicht konvergieren.

Als Alveolarwinkel (ε) gilt der Öffnungswinkel der Alveole dicht oberhalb der Embryonalblase.

Der Wert (h) gibt den Abstand der exzentrisch im Rostrum liegenden Embryonalblase zur Dorsalseite an.

Als Maß für die Krümmung der Apikallinie bzw. die Krümmung der Alveole dienen die Winkel (δ u. η).

Manche Eigenschaften, wie z. B. Entwicklung und Verlauf der Seitenlinien, die Kielentwicklung am Apex oder Besonderheiten im Krümmungsverlauf von Umriß- und Strukturlinien, sind mit einfachen Meßverfahren zahlenmäßig nicht faßbar und konnten quantitativ nicht ausgewertet werden.

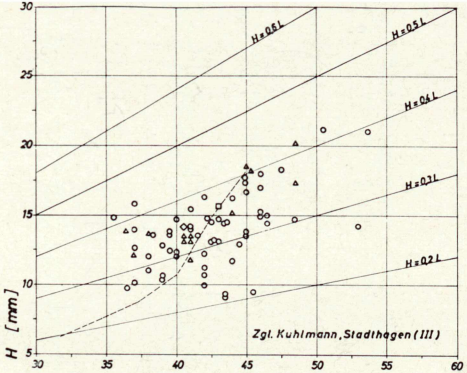
4. Ontogenie und Phylogenie der Rostrenformen (Abb. 3—6)

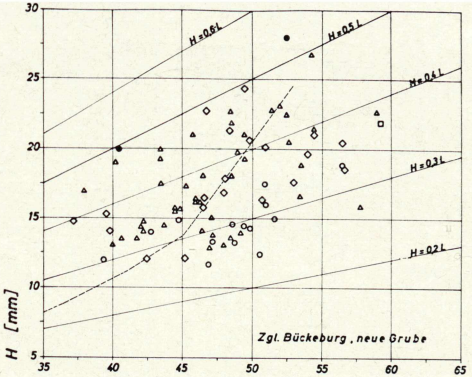
Als eines der wesentlichen Unterscheidungsmerkmale der *Acroteuthis*-„Arten" gilt schon seit STOLLEY die Rostrenform. Je nachdem, ob die Rostren schlank oder gedrungen, zylindrisch oder subkonisch gestaltet waren, wurden sie zu unterschiedlichen „Spezies" gestellt. Besonders bei einigen der BLÜTHGENschen Arten lag der Verdacht nahe, daß es sich keinesfalls um echte systematische Einheiten, sondern nur um Formvarianten oder verschieden alte ontogenetische Stadien handeln könnte. Aus diesem Grunde mußte besonderes Augenmerk auf die ontogenetische und phylogenetische Untersuchung der Rostrenform gerichtet werden.

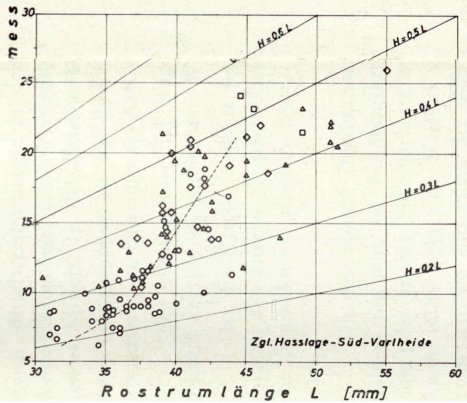
4.1 Schlanke und gedrungene Rostrenformen

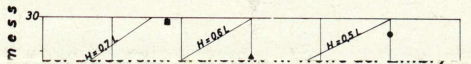
Ontogenie

Zur statistischen Beurteilung der Rostrenformen erscheinen in erster Linie die aus Länge und Dorsoventraldurchmesser gebildeten sogen. „Schlankheits-Quotienten" (ERNST 1964, Taf. 2) brauchbar. Sie wurden für die neun untersuchten „Populationen" in der Abb. 3 dargestellt. Die Punktescharen zeigen deutlich, daß eine außerordentlich breite Streuung der Quotienten vorliegt und daß Rostren mit großem dorsoventralem Durchmesser durchaus nicht immer länger zu sein brauchen als Rostren mit kleinem Durchmesser. Im einzelnen ist die Variationsbreite bei den verschiedenen „Populationen" sehr unterschiedlich, ohne daß sich jedoch ein gerichteter Wandel in der Streubreite ausprägt.



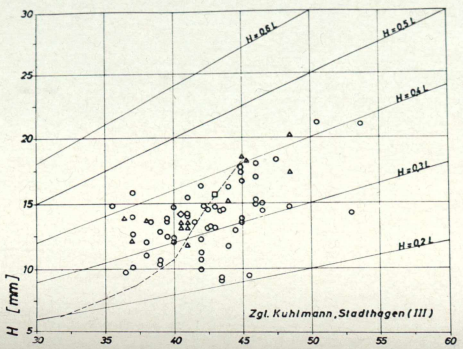


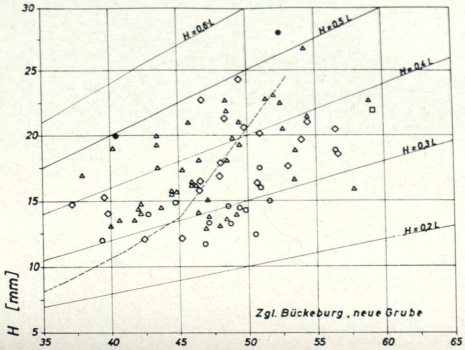


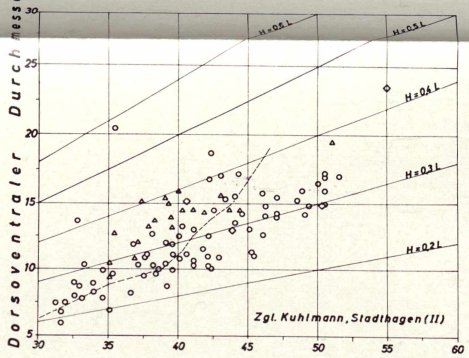


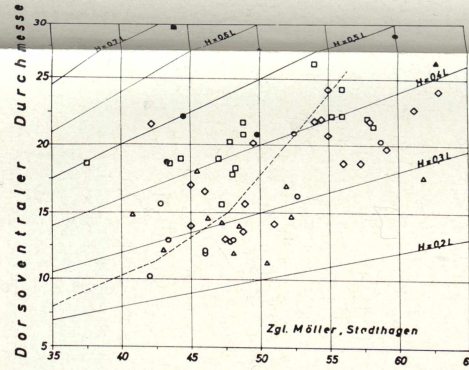
onalblase einschließen, dargestellt in Längen/Durchmesser-Diagrammen.

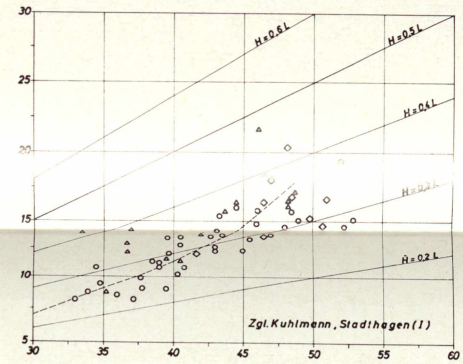
μ = < 0° bis 0° = ○	μ = > 6° bis 8° = ●
> 0° - 2° = △	> 8° - 10° = ▲
> 2° - 4° = ◇	> 10° - 12° = ◆
> 4° - 6° = □	> 12° - 14° = ■

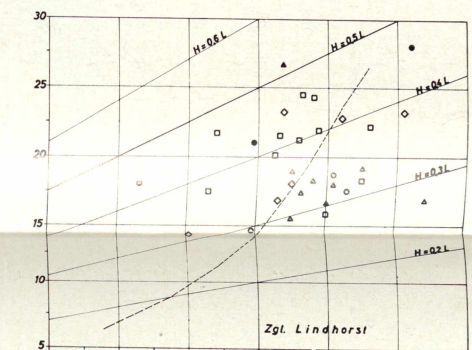


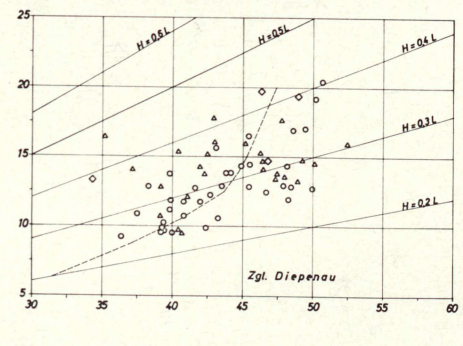


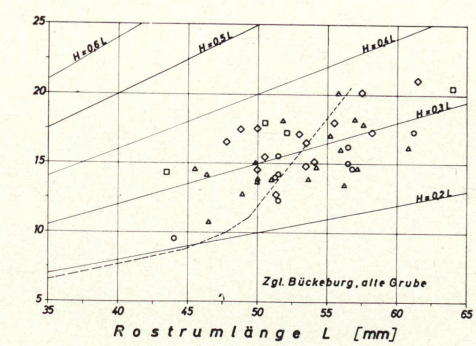


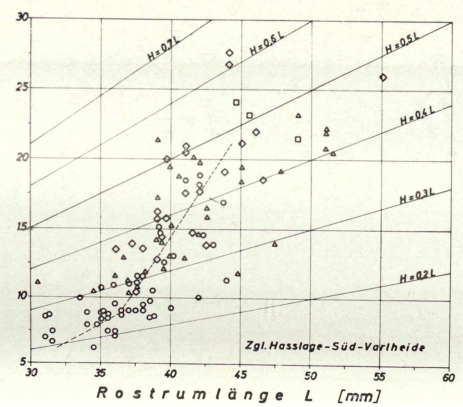












Dorsoventraler Durchmesser H [mm]

Rostrumlänge L [mm]

Abb. 3: Längen/Durchmesser-Variationsdiagramm. Die verschiedenen Signaturpunkte beziehen sich auf Größenklassen des Umrißwinkels μ.

Der Winkel μ, den die Umrißlinien des Rostrums bei Dorsoventralansicht in Höhe der Embryonalblase einschließen, dargestellt in Längen/Durchmesser-Diagrammen.

μ = < 0° bis 0° = ○		μ = > 6° bis 8° = ●	
> 0° - 2° = △		> 8° - 10° = ▲	
> 2° - 4° = ◇		> 10° - 12° = ◆	
> 4° - 6° = □		> 12° - 14° = ■	

Zur Klärung des evolutiven Verhaltens der Schlankheits-Quotienten war es zunächst notwendig, deren ontogenetisches Verhalten an Hand von Regreßkurven (≈ mittl. Wachstumskurve i. S. ERNST 1964, S. 123 u. 135) zu überprüfen. Die Konstruktion der Regreßkurven erfolgte — anders als bei ERNST — durch Mittelwertbildungen in den jeweils von 5 zu 5 mm abgegrenzten Durchmesserklassen und durch Verschieben dieser Klassen um das halbe Intervall (gleitendes Mittel). In den unteren Durchmesserbereichen (ca. 5—10 mm) außerhalb der Punktegruppen ist die Regreßlinie durch Mitteln zahlreicher ontogenetischer Zwischenwerte berechnet (s. Abb. 4).

Der Aussagewert der Regreßkurven ist ihrer Natur nach stark von der Anzahl der jeweils gemittelten Werte, d. h. der Klassenfrequenz, abhängig.

Ist die Klassenfrequenz hoch, wie z. B. in den Durchmesserklassen 15—20 mm bei den älteren „Populationen" und 10—15 mm bei den jüngeren, so zeichnet die Regreßkurve ziemlich genau den mittleren ontogenetischen Wachstumstrend nach.

In den oberen Durchmesserklassen (ca. 17,5—25 mm) ist die Individuenzahl gering und die Variationsbreite oft leicht unsymmetrisch eingeengt, weil die eine oder andere Formvariante ausfallen kann, so daß der Verlauf der Regreßkurve nicht mehr dem Verlauf der mittleren ontogenetischen Wachstumskurve entspricht, die man durch Mittelung aller Heterogeniekurven einer „Population" erhalten würde.

Aus dem Verlauf der Regreßkurven und deren Divergenz zu den Isometriegeraden (H = xL; Def. s. ERNST 1964, S. 135) zeigt sich deutlich, daß das Wachstum von Länge und Durchmesser in den hier betrachteten Endstadien der ontogenetischen Entwicklung keineswegs isometrisch erfolgt. Verliefe das Wachstum mehr oder weniger isometrisch, so müßten die Regreßkurven den Isometriegeraden konform laufen. Das tun sie am ehesten noch in den unteren Durchmesserbereichen. Allerdings verhalten sich auch schon zu diesem Zeitpunkt der ontogenetischen Entwicklung die Längenwerte negativ allometrisch in bezug auf die Durchmesser, d. h., der Längenzuwachs erfolgt langsamer als der Dickenzuwachs. Diese Tendenz zu negativ allometrischem Längenwachstum verstärkt sich mehr und mehr in den höchsten Durchmesserklassen, wie die allmähliche Aufsteilung der Regreßkurven zeigt.

Eindeutiger noch als aus den Regreßkurven ist dieses Verhalten aus der Abb. 4 abzulesen. Hier werden echte, an Einzelindividuen gewonnene Wachstumskurven, sogen. Heterogeniekurven (ERNST 1964, S. 129) dargestellt, die an Hand angeschliffener Rostren durch Ausmessung der Zuwachsstreifen konstruiert wurden. Einzelne der Heterogeniekurven — z. B. in der „Population" Hasslage — zeigen in den oberen Durchmesserklassen (20—25 mm) eine besonders krasse Aufsteilung und beweisen, daß bei gedrungenen Formvarianten in diesem Altersstadium (Senilitätsstadium?) nahezu kein Längenwachstum mehr stattfand und die Rostren sich nur noch verdickten.

Besonders schön zeigt sich in dem Heterogeniekurven-Diagramm, daß die eigentliche Gestaltung der Rostrenform, die Entwicklung zu schlankem oder gedrungenem Bau, erst in einem ziemlich späten ontogenetischen Alter einsetzt. Vorher, in den niederen Durchmesserklassen (H = 0—5 mm), verlaufen die Kurven einander weitgehend parallel und sind ausgesprochen eng geschart. Sie demonstrieren damit die in diesen Stadien bemerkenswert geringe Variationsbreite. Erst oberhalb eines gewissen Durchmesserwertes beginnen die Kurven zunächst leicht, dann stärker zu divergieren, und die Variabilität wächst zusehends. Ob die verstärkte Divergenz im Längenwachstum mit dem Eintritt ins Reifestadium oder ins Senilitätsstadium zusammenfällt, kann hier nicht entschieden werden. Dieser ziemlich späte Beginn der individuellen Ausgestaltung der Rostrenform ist jedoch von entscheidender Bedeutung für die Fragen der Artdefinition und Artabgrenzung. Es zeigt sich, daß sich die Jugendrostren mittels ihrer Form nur schwer entsprechenden Altersformen zuordnen lassen und nicht in der herkömmlichen Weise taxonomisch differenziert werden können.

Phylogenie

Im Ablauf der Stammesgeschichte werden die aus Rostrumlänge und Dorsoventraldurchmesser gebildeten Schlankheits-Quotienten zunehmend kleiner, d. h., die Entwicklung tendiert zu einer relativen Rostrenverkürzung. Diese Tendenz gilt allerdings nicht für die jugendlichen Entwicklungsstadien, in denen die Mittelwerte aller „Populationen" nahezu gleiche Größe haben, sondern prägt erst die mittleren und höheren Altersstadien, in denen — wie wir aufzeigen konnten — die eigentliche Ausgestaltung der Rostrenform erfolgte. Die Entwicklung erfolgte nicht ganz geradlinig, sondern zeigt für die jüngeren „Populationen" einen leicht schwankenden, zum Teil sogar regressiven Ablauf. Aus der Reihe fällt vor allem die „Population" Varlheide, die sich bezüglich dieses Merkmales sehr „fortschrittlich" verhält.

Die Variationsbreite der Schlankheits-Quotienten weist keine deutlich gerichtete phylogenetische Veränderung auf. Generell gesehen ist zwar die Streubreite bei den „Populationen" Möller und Bückeburg am größten und zeigt bei den jüngeren „Populationen" eine gewisse Einengung, doch ist die Tendenz nur wenig scharf ausgeprägt und läßt sich artdiagnostisch sicherlich nicht auswerten. Hervorzuheben ist jedoch, daß extrem gedrungene Rostrenformen der oberen Durchmesserbereiche in den jüngsten „Populationen" selten sind oder fehlen, möglicherweise deshalb, weil die Entwicklungszeit verkürzt ist und es zu keiner „Alters"-Differenzierung dieser Formen mehr kam.

4.2 Keulenförmige, subzylindrische bis subkonische Formen

Durch den Schlankheits-Quotienten allein kann die Rostrenform keineswegs ausreichend beschrieben werden, da bei gleichem Durchmesser ein Rostrum durchaus keulenförmig, zylindrisch oder kegelig gebaut sein kann.

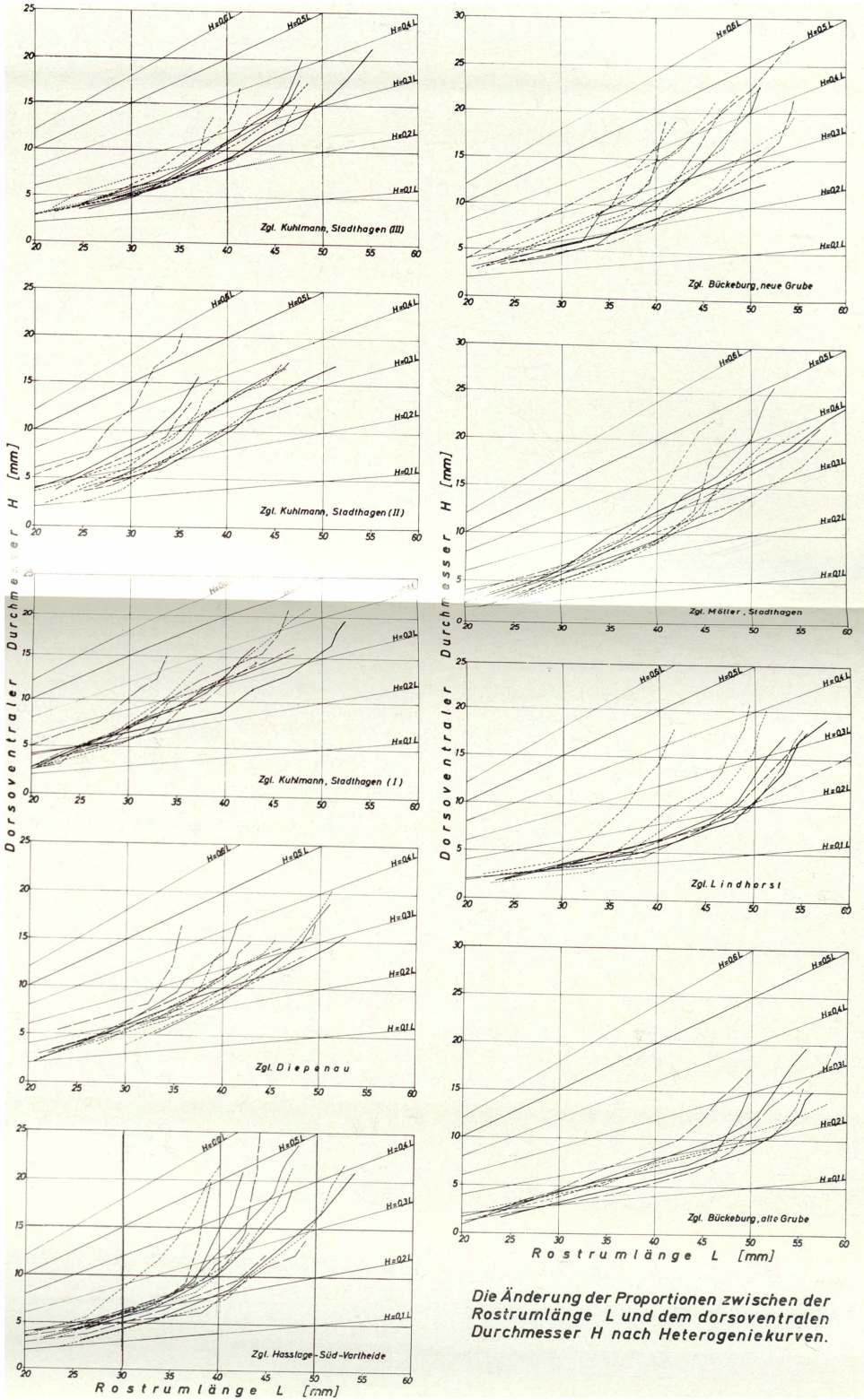


Abb. 4: Heterogeniekurven von *Acrotretha*-Einzelindividuen. Die Konstruktion erfolgte durch Vermessung der deutlicher erkennbaren Zuwachsstreifen an Anschliffen. Um die Variationsbreite einigermaßen vollständig zu erfassen, wurden Extremindividuen einbezogen.

Die Änderung der Proportionen zwischen der Rostrumlänge L und dem dorsoventralen Durchmesser H nach Heterogeniekurven.

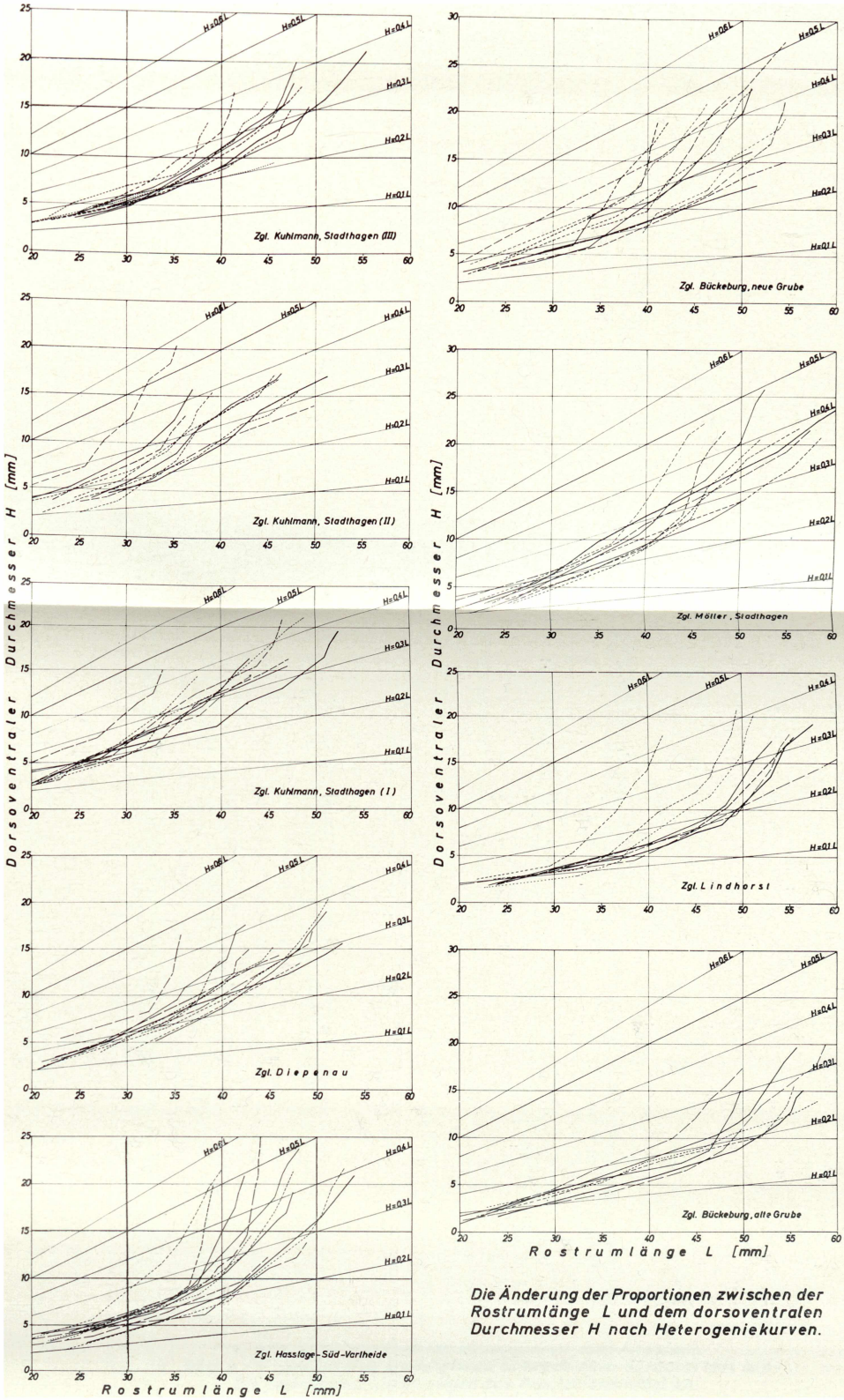


Abb. 4: Heterogeniekurven von *Acroteuthis*-Einzelindividuen. Die Konstruktion erfolgte durch Vermessung der deutlicher erkennbaren Zuwachsstreifen an Anschliffen. Um die Variationsbreite einigermaßen vollständig zu erfassen, wurden Extremindividuen einbezogen.

Die Änderung der Proportionen zwischen der Rostrumlänge L und dem dorsoventralen Durchmesser H nach Heterogeniekurven.

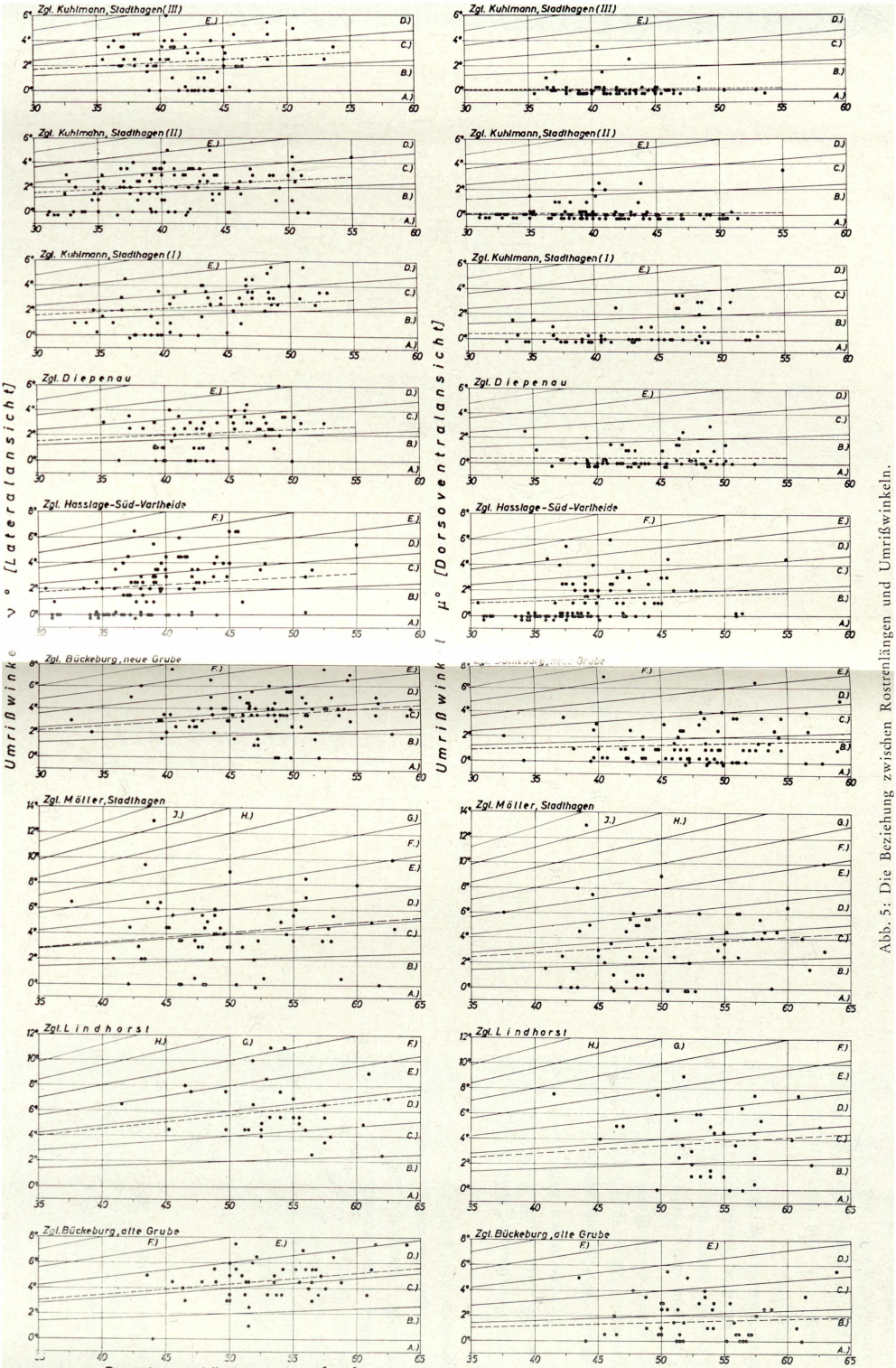


Abb. 5: Die Beziehung zwischen Rostrenlängen und Umrißwinkeln.

Die Winkel, die die Umrisslinien des Rostrums in Höhe der Embryonalblase einschließen,
ν : bei Lateralansicht μ : bei Dorsoventralansicht
ν bzw. μ > 0° Umrißlinien konvergieren zum Apex hin.
ν bzw. μ < 0° Umrißlinien konvergieren schwach zum Alveolarteil hin.
Die gestrichelten Linien zeigen das Populationsmittel an.

Diese Eigenschaften wurden statistisch durch den Umrißwinkel μ erfaßt. Er wurde in Abb. 3 nach Größenklassen signiert in das Längen/Durchmesser-Diagramm eingetragen und außerdem in Abb. 5 und 6 zu der Rostrumlänge in Beziehung gesetzt.

Ontogenie

Aus der Abb. 3 ersieht man, daß die frühen Jugendstadien leicht keulenförmig gestaltet sind und daß die Rostren nach einem subzylindrischen Stadium im alveolennahen Rostrumteil leicht subkonische Gestalt annehmen können. Bei gleichem dorsoventralem Durchmesser sind die schlanken Formen weniger kegelförmig als die gedrungenen und ändern im Verlauf der Ontogenese die Winkel weniger, so daß sie oft bis in die Altersstadien ihren subzylindrischen Umriß beibehalten können.

Phylogenie

Zur Beurteilung der phylogenetischen Änderung wurden die Konvergenzwinkel gegen die Rostrumlänge aufgetragen und nach einem Variationsschema mit den Klassen A, B usw. eingeteilt. Als Begrenzung der Klassen dienen Isometrielinien. Mit deren unterschiedlich steilem Verlauf wird die unterschiedlich große Winkelzunahme der Formen während der Ontogenese berücksichtigt, die aus den Signaturen der Abb. 3 zu ersehen war. Dem ganzen Variationsschema liegt die etwas vereinfachende Annahme zugrunde, daß die Winkelzunahme annähernd isometrisch zum Längenwachstum erfolgt und daß die Heterogeniekurven innerhalb des Spielraumes der genügend groß gehaltenen Variationsklassen verlaufen würden.

Ein für alle Formen und alle „Populationen" in gleicher Weise zutreffendes Variationsschema läßt sich wohl kaum finden, doch dürften die durch das starre Schema bedingten Verzerrungen nicht allzu beträchtlich sein.

Die mittleren Winkelzunahmen der „Populationen" werden durch Mittellinien veranschaulicht. Diese verschieben sich von „Population" zu „Population" und lassen dabei einen phasenhaften Ablauf erkennen.

Leichter als aus dem Punktediagramm läßt sich die Entwicklungstendenz aus den Variationspolygonen der Abb. 6 erkennen, die die Häufigkeitsverteilung der Punkte innerhalb der Variationsklassen darstellen. Die jeweiligen Mittelwerte der „Populationen" wurden in dieser Darstellung zur „Evolutionskurve" (ERNST 1964, S. 124) verbunden.

Danach findet sich das Maximum der Konvergenzwinkel in den „Populationen" der Ziegeleien Lindhorst und Möller. Zum Hangenden hin verschieben sich Optimum und Mittelwert unter zunehmender Einengung der Varationsbreite. Ab „Population" Diepenau scheint sich die relative Evolutionsgeschwindigkeit zu verringern, was aber seine Erklärung in der wahrscheinlich dichteren Aufeinanderfolge der „Populationen" finden mag.

Besonders die „Populationen" Möller und Bückeburg weisen eine gewisse Tendenz zur Zweigipfeligkeit auf, die mit einer vergleichsweise großen Variationsbreite einhergeht. Es könnte so aussehen, als ob sich in dieser Zweigipfeligkeit die beginnende Abspaltung einer neuen Kategorie ausprägte, wenn sich nicht bei der Betrachtung anderer Merkmale (wie z. B. beim Konvergenzwinkel im Seitenriß) andere Häufigkeitsverteilungen ergeben würden.

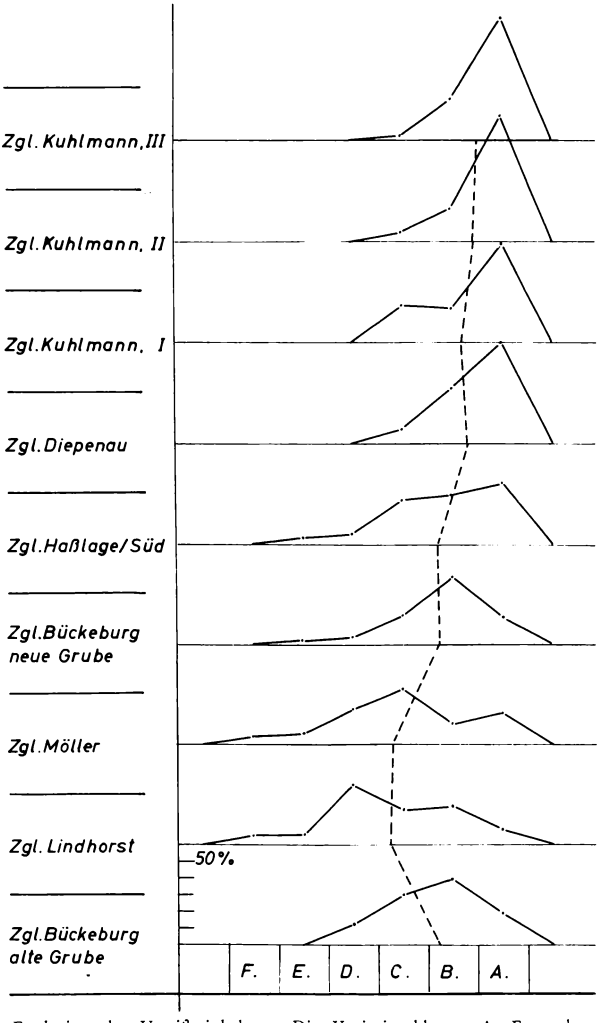


Abb. 6: Die Evolution des Umrißwinkels μ. Die Variationsklassen A—F ergeben sich aus dem Punktediagramm der Abb. 5.

Wie die Signaturdiagramme der Abb. 4 zeigen, sind bei gleichem dorsoventralem Durchmesser und gleicher Rostrumlänge die Formen junger „Populationen" weniger konisch als die entsprechenden Formen der älteren „Populationen". Die Verschiebung der Evolutionskurve ist also nicht allein zu erklären durch den allmählichen Ausfall extrem gedrungener Formen, sondern die Umwandlung betrifft die Gesamtheit der Rostren der Populationsfolge.

Der Umrißwinkel wandelt von den schlanken zu den gedrungenen Formen einer „Population" mit dem Schlankheits-Quotienten kontinuierlich ab und ist somit diagnostisch bezeichnend. Er ändert sich phylogenetisch bei allen Formen einer „Population" in gleicher Weise und ist deshalb ein gutes stratigraphisches Merkmal.

4.3 Die übrigen Merkmale

Das ontogenetische und phylogenetische Verhalten der übrigen in Kapitel 3 definierten Merkmale kann hier aus Platzmangel nur kurz umrissen werden. Die Unterlagen hierzu sind in der in Kürze erscheinenden Dissertation niedergelegt.

Die schlanken und gedrungenen Formvarianten einer „Population" lassen sich außer durch Schlankheits-Quotienten und Umrißwinkel auch noch durch folgende Merkmale beschreiben:

a) Quotient aus Rostrumlänge und Alveolenlänge (L/L_A),

b) Quotient aus Länge und Breite der Apikalregion (L'/B'),

c) Quotient aus Länge der Apikalregion zur Rostrumlänge (L'/L),

d) Apikalwinkel β

e) exzentrischer Aufbau.

Bei schlanken Formen sind die Quotienten L/L_A und L'/B' größer, die Quotienten L'/L kleiner als bei gedrungenen Formen. Schlanke Formen haben durchschnittlich einen kleineren Apikalwinkel und einen weniger exzentrischen Aufbau.

Setzt man die fünf oben aufgezählten Merkmale in Signaturdiagrammen zum Schlankheits-Quotienten in Beziehung, wie es in ähnlicher Form in Abb. 3 mit dem Umrißwinkel geschehen ist, so zeigt sich, daß die Änderungen nicht in strenger Gesetzmäßigkeit von einer Seite der Variationsbreite zur anderen stattfinden. Die Unregelmäßigkeiten und Abweichungen sind aber gering und weisen nicht auf grundlegende, artdiagnostisch verwendbare Unterschiede hin.

Insgesamt gesehen ist die Evolutionsgeschwindigkeit aller von uns untersuchten Merkmale nicht allzugroß und unterliegt deutlichen, nicht immer einander

homologen Schwankungen. Trotzdem wollen wir versuchen, die Merkmale nach ihrem Evolutionstempo zu klassifizieren:

Relativ raschen Entwicklungsfortschritt zeigen die folgenden Merkmale:

a) dorsoventrale Abplattung [(B — H)/H und (B′ — H′)/H′],

b) ventrale Abflachung (β''/β'),

c) Alveolarwinkel ε,

d) Umrißwinkel μ.

Weniger progressiv und stärker pendelnd entwickeln sich folgende Merkmale:

a) Schlankheits-Quotient (L/H),

b) Quotient aus Rostrumlänge und Alveolenlänge (L/L_A),

c) Quotient L′/B′,

d) Quotient L′/L bezogen auf die Alveolenlänge,

e) ventrale Abflachung (b/B′).

Wenig gerichtet und pendelnd entwickeln sich:

a) Exzentrizität (δ und φ bezogen auf L_A),

b) Apikalwinkel β' bezogen auf L_A.

Keines der hier aufgezählten Merkmale zeigt über die gesamte „Populations"-Folge hinweg eine klar gerichtete orthogenetische Evolution. Immer sind Stagnationen oder gar regressive Phasen zwischengeschaltet.

Naturgemäß muß bei all diesen Betrachtungen über das Evolutionsgeschehen beachtet werden, daß es sich bei den Ordinaten in unseren Variationsdiagrammen nur um ein sehr schlechtes relatives Zeitmaß handelt, da die Vertikalabstände der „Populationen" unterschiedlich sind; ziemlich eng sind vor allem die Abstände zwischen „Population" Möller und Bückeburg (neue Grube) und den drei „Populationen" der Ziegelei Kuhlmann.

Trotzdem läßt sich generell gesehen ein phasenhafter Evolutionsablauf erkennen. Die erste Phase umfaßt die „Populationen" Bückeburg (alte Grube) und Lindhorst. Ob sie noch tiefer in das Liegende hinabreicht, konnte aus Materialmangel nicht geklärt werden. Nach den wenigen mir aus den tieferen Platylenticeraten-Schichten der Ziegelei Sachsenhagen vorliegenden Rostren sind auch diese noch zur ersten Phase zu zählen. Die zweite Phase umfaßt die „Populations"-Folge der Ziegeleien Möller bis Kuhlmann III. Beim Übergang von der ersten in die zweite Phase zeigen die meisten Merkmale eine deutliche Entwicklungsumkehr oder eine merkliche Änderung der Entwicklungsgeschwindigkeit. Einzelne Merkmale, wie z. B. der Schlankheits-Quotient, entwickeln sich allerdings auch progressiv weiter, ohne daß sich bei ihnen ein Knick in der Evolutionskurve abzeichnet

(s. Abb. 3). Innerhalb der zweiten Phase ist für einige Merkmale eine Diskontinuität zwischen den „Populationen" Haßlage und Diepenau festzustellen (z. B. für den Schlankheits-Quotienten L/H). Diese Unterschiede beruhen wohl zum großen Teil auf unterschiedlicher Variantenzusammensetzung dieser „Populationen", da bei Varlheide die gedrungenen, bei Diepenau die schlanken Formen stärker hervortreten. Nach oben reicht die zweite Phase wahrscheinlich noch über die „Population" Kuhlmann III hinaus.

Eine dritte, nicht untersuchte Phase beginnt im Ober-Hauterive in der *seeleyi*-Zone und enthält derart abweichende Formen, daß STOLLEY (1925, S. 117) einen engen genetischen Zusammenhang mit den „Mutationsreihen" der vorhergehenden Phasen bezweifelte.

Ob die Übergänge von einer Phase zur anderen auf der Einwanderung von „Populationen" anderer Verbreitungsgebiete beruhen oder auf autochthonen Entwicklungsvorgängen innerhalb des nordwestdeutschen Beckens, sei dahingestellt. Diese Frage wird bekanntlich auch für die Ammonoideen diskutiert (Übergang von Polyptychiten zu Dichotomiten zwischen den Ziegeleien Lindhorst und Möller). Auf jeden Fall wären eventuelle taxonomische Schnitte an die Umschlagspunkte der Evolutionskurven zu legen.

Vergleichen wir die *Acroteuthis*-Entwicklung in England, so scheint diese nach SWINNERTON (1936, 1937) ganz ähnlich verlaufen zu sein. Subkonische und dorsoventral stark abgeplattete Formen — wie z. B. *Acroteuthis explanatoides* PAVLOW und *Acroteuthis lateralis* PHILLIPS — finden sich wie in Nordwestdeutschland vor allem im unteren Profilteil. Subzylindrische Formen — wie *Acroteuthis acmonoides* SWINNERTON und *Acroteuthis paracmonoides* SWINNERTON — sind hier wie dort bezeichnend für den mittleren Profilabschnitt, in den auch *Acroteuthis subquadratus* RÖMER gehört. Die Reihe schließt in England mit *Acroteuthis conoides* SWINNERTON, konischen Formen also, die STOLLEY zur dritten Phase stellte und *Acroteuthis ahlumenris* (STOLLEY 1925, S. 118) nannte.

Jeder weitere spezifische Vergleich, insbesondere auch mit den im russischen Verbreitungsgebiet aufgestellten Arten, ist schwer durchführbar. Inwieweit dies an der andersartigen Untersuchungsmethodik und Bewertung der einzelnen Merkmale oder an regional unterschiedlichen Entwicklungstendenzen liegen mag, kann nur durch die Vermessung eines größeren horizontierten Vergleichsmaterials entschieden werden.

5. Stratigraphische Bedeutung

In der älteren *Acroteuthis*-Literatur wurde an Hand einer beträchtlichen Anzahl von scheinbar wohldefinierten Untergattungen und Arten eine detaillierte stratigraphische Gliederung entworfen, die nach unseren Erfahrungen in dieser

Form kaum gerechtfertigt erscheint oder jedenfalls auf den norddeutschen Raum nicht übertragbar ist. Bezeichnend für die vor allem von SACHS & NALJNJA-JEWA stratigraphisch maßgebenden Stammbäume ist das Nebeneinander-Vorkommen verschiedener Arten. Diese weisen zwar z. T. eine beträchtliche stratigraphische Reichweite auf, sollen aber insgesamt durch ihr unterschiedliches Auftauchen und Erlöschen eine Feingliederung gestatten.

Meine variationsstatistischen Untersuchungen erweisen dagegen, daß — jedenfalls in Norddeutschland — keine wohlabgrenzbaren Arten nebeneinander bestanden haben. Sämtliche Aufsammlungsgruppen zeigen für fast alle untersuchten Merkmale eingipfelige Variationskurven mit fließend ineinander übergehenden morphologischen Varianten. In keinem Falle ist eine ausgeprägte Zwei- oder Mehrgipfeligkeit der Variationspolygone charakteristisch.

Verglichen mit der großen Variationsbreite innerhalb der „Populationen" ist die evolutive Merkmalsumwandlung nur gering, so daß eine auf historischen taxonomischen Einheiten fußende Profilgliederung nur sehr grob sein kann. Genauere stratigraphische Untergliederungen sind unserer Meinung nach nicht mit den herkömmlichen Artbegriffen des *Acroteuthis*-Formenkreises möglich. Erst die populationsstatistische Betrachtungsweise und die Berechnung und Kombination mehrerer Merkmalsmittelwerte gibt genauere biostratigraphische Anhaltspunkte. Brauchbar dafür sind nach S. vor allem die dorsoventrale Abplattung und die Konvergenzwinkel. Die Genauigkeit der Gliederung steigt mit der Anzahl der untersuchten Exemplare, da dann der Einfluß extremer Varianten auf die gemittelten Daten geringer wird. Natürlich wäre zu überlegen, ob nicht auch gewisse Extremvarianten zur Gliederung herangezogen werden könnten. Jedoch fehlen dazu die notwendigen Parallelprofile.

6. Literatur

BLÜTHGEN, J.: Die Fauna und Stratigraphie des Oberjura und der Unterkreide vom König-Karl-Land. — Dissertation Greifswald, 91 S., Grimmen (Grimmer Kreis-Zeitung GmbH) 1936.

ERKWOH, F.-D.: Petrographie und Stratinomie im tonigen Sedimentationsraum der nordwestdeutschen tieferen Unterkreide. — Dissertation (unveröffentlicht) Kiel 1956.

ERNST, G.: Ontogenie, Phylogenie und Stratigraphie der Belemnitengattung *Gonioteuthis* BAYLE aus dem nordwestdeutschen Santon/Campan. Ein Beitrag zur variationsstatistischen Bearbeitung von Belemniten. — Fortschr. geol. Rheinld. u. Westf., **7,** S. 113—174, Krefeld 1964.

KEMPER, E.: Die Ammonitengattung *Platylenticeras* (= *Garnieria*). Mit einem Beitrag zur Stratigraphie und Bionomie ihrer Schichten (Untere Kreide, mittleres Valendis). — Beih. geol. Jb., **47,** 195 S., Hannover 1961.

KOENEN, A. v.: Über die Gliederung der norddeutschen Unteren Kreide. — Nachrichten kgl. Ges. Wissenschaft. Göttingen, math.-phys. Kl., **2,** S. 101—104, Göttingen 1901.

KOENEN, A. v.: Die Ammonitiden des norddeutschen Neokom (Valanginien, Hauterivien, Barrêmien und Aptien). — Abh. preuß. geol. L.-A., N. F., **24,** 451 S., Atlas m. 60 Taf., Berlin 1902.

KOENEN, A. v.: Über das Auftreten der Gattungen und Gruppen von Ammonitiden in den einzelnen Zonen der Unteren Kreide Norddeutschlands. — Nachrichten kgl. Ges. Wissenschaft. Göttingen, math.-phys. Kl., Jg. **1907,** S. 50—59, Göttingen 1907.

KOENEN, A. v.: Bemerkungen zur Gliederung der Unteren Kreide. — Cbl. Mineral. etc., Jg. **1908,** S. 289—293, Stuttgart 1908.

NAEF, A.: Die fossilen Tintenfische. — 322 S., Jena (Fischer) 1922.

SACHS, W. N., & NALJNJAJEWA, T. I.: Die Oberjura- und Unterkreide-Belemniten des Nordens der UdSSR (Gattungen *Pachyteuthis* und *Acroteuthis)*, 260 S., Moskva-Leningrad 1966 [russisch].

SEITZ, O.: Über die Gliederung des Ober- und Mittel-Valendis in Nordwestdeutschland. — Z. deutsch. geol. Ges., **101,** S. 137—145, Stuttgart 1949.

SWINNERTON, H. H.: A Monograph of British Cretaceous Belemnites. — Palaeontogr. Soc., I, **89,** 32 S., London 1936; II, **90,** 30 S., London 1937.

STOLLEY, E.: Studien an den Belemniten der Unteren Kreide Norddeutschlands. — **4.** Jber. Niedersächsischen geol. Ver. Hannover, S. 174—191, Hannover 1911.

STOLLEY, E.: Die Systematik der Belemniten. — **11.** Jber. Niedersächsischen geol. Ver. Hannover, S. 1—59, Hannover 1919.

STOLLEY, E.: Die leitenden Belemniten des norddeutschen Neokoms. — **17.** Jber. Niedersächsischen geol. Ver. Hannover, S. 112—126, Hannover 1925.

STOLLEY, E.: Die Gliederung des norddeutschen marinen Unterneocoms. — Cbl. Mineral. etc., Jg. **1937,** B, S. 434—456 u. S. 497—506, Stuttgart 1937.

STOLLEY, E.: Zur Kenntnis der arktischen Belemniten vom König-Karl-Land. — Cbl. Mineral. etc., Jg. **1938,** B, S. 19—28, Stuttgart 1938.

THIERMANN, A.: Die Ammonitengattung *Endemoceras* n. g. aus dem Unter-Hauterive von Nordwest-Europa. — Geol. Jb., **81,** S. 345—412, Hannover 1963.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Naturhistorischen Gesellschaft Hannover

Jahr/Year: 1968

Band/Volume: BH_5

Autor(en)/Author(s): Grade Ulrich

Artikel/Article: Der Formenwandel der Belemnitengattung Acroteuthis STOLLEY in der nordwestdeutschen Unterkreide 313-327