

# Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

## Serie B (Geologie und Paläontologie)

QE  
1  
S937  
Ntl

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk. | Ser. B | Nr. 239 | 38 S., 10 Abb. | Stuttgart, 30. 9. 1996

### Belemniten-Fanghäkchen (Cephalopoda, Coleoidea) aus der Psilonotenbank (Unterer Jura, tiefstes Hettangium) von Südwestdeutschland

Belemnite Arms Hooks (Cephalopoda, Coleoidea)  
from the Psilonotenbank (Lower Jurassic, lowermost Hettangian) of  
Southwest Germany

Von Wolfgang Riegraf, Münster i. Westf.

Mit 10 Abbildungen

#### Summary

Microsamples dissolved by acid from the bituminous lowermost part of the Psilonotenbank (Hettangian, Planorbis Zone, *psilonotum* Subzone) near the village Tübingen-Bebenhausen, Southwest Germany, yielded numerous genuine cephalopod arm hooks (*Paraglycerites* EISENACK 1939). They are here supposed to be the oldest true belemnite remains. Therefore, the origin of the belemnites is believed to be located in the Upper Triassic of the Tethyan realm. In spite of numerous, however, insufficiently preserved Coleoidea known from the Rhaetian to early Sinemurian of Europe, belemnites cannot be derived from any known order of Triassic Coleoidea.

#### Zusammenfassung

Die schwach bituminöse Basis der Psilonotenbank von Tübingen-Bebenhausen (Hettangium, Planorbis-Zone, *psilonotum*-Subzone) lieferte in Säurerückständen zahlreiche Cephalopodenfanghäkchen (*Paraglycerites* EISENACK 1939), die vermutlich ältesten Reste echter Belemniten. Deren Ursprung liegt demnach in der Oberen Trias, vermutlich der Tethys. Trotz vieler, allerdings unzureichend erhalten Coleoideefunde aus dem Rhaetium bis Unterem Sinemurium Europas lassen sich die Belemniten bisher von keiner bekannten triadischen Coleoideenordnung ableiten.

#### Inhalt

1. Einleitung .....	2
2. Belemnitenfanghäkchen aus der Psilonotenbank von Bebenhausen .....	3
2.1. Lage .....	3
2.2. Stratigraphie .....	3
2.3. Erhaltung .....	7
2.4. Präparation und Auslesen .....	8

2.5. Entstehung der Fanghähkchenvorkommen .....	8
2.6. Beschreibung und Taxonomie .....	10
2.7. Diskussion .....	13
2.8. Sexualdimorphismus bei Cephalopodenfanghähkchen? .....	20
3. Bisher bekannte Coleoidea aus Rhaetium, Hettangium und Untersinemurium .....	22
4. Zum Ursprung der Belemniten s. str. .....	28
5. Literatur .....	31

## 1. Einleitung

Die aus dem Hettangium von Württemberg stammenden Belemnitenrostren der Gattung *Schwegleria* RIEGRAF 1980 (SCHWEGLER 1939; 1949; 1962) unterlagen bis heute dem Zweifel, ob es sich bei ihnen wirklich um Hettangium-Funde handelt. Andere Autoren sowie der Verfasser vorliegender Arbeit konnten trotz jahrzehntelanger Nachsuche keine Neufunde der Gattung *Schwegleria* RIEGRAF horizontiert gewinnen. Seit K. FEIFEL 1925 oben erwähnte Belemniten auf dem Steinenberg bei Nürtingen entdeckte, lieferte das südwestdeutsche Hettangium nur einen belemnoiden Coleoiden-Phragmokon unsicherer taxonomischer Zugehörigkeit (RIEGRAF 1982). Auch Schlämmproben aus dem südwestdeutschen Hettangium sind in aller Regel nahezu frei von Coleoideen-Resten.

Ein an Fanghähkchen reiches Niveau an der Basis der Psilonotenbank von Bebenhausen und ein belemnitischer Phragmokon aus einer Schlämmprobe der unteren Angulata-Zone von Tübingen bilden nun eine Ausnahme davon und werden nachfolgend vorgestellt. Die Fanghähkchen wurden in RIEGRAF & HAUFF (1983: 482) ohne Abbildung vorläufig mitgeteilt. Die Gattung *Schwegleria* erfährt gleichzeitig eine Neubearbeitung durch SCHLEGELMILCH (1996).

Die Säureaufbereitung der ebenfalls schwach bituminösen und feinkörnigen Psilonotenbank (*psilonotum*-Subzone) von Horn-Bad Meinberg, am Teutoburger Wald, Krs. Detmold, Ostwestfalen, erbrachte bei Untersuchungen des Verfassers im Jahre 1989 keine Dibrachiatenreste. Ein Vergleich zwischen Westfalen und Württemberg war daher nicht möglich.

Eine Zusammenfassung aller bisherigen Coleoideen-Funde aus dem Bereich Rhaetium bis Unteres Sinemurium und die hier beschriebenen Fanghähkchen zeigen den derzeitigen Wissensstand über den bis heute rätselhaften Ursprung der Belemniten s. str. auf. Ferner sind die ungeklärten Verhältnisse von Phylogenie und Paläogeographie der Coleoidea vor dem Erscheinen der bekannten, in ihrer taxonomischen Stellung umstrittenen Belemnitenart *Nannobelus acutus* (MILLER) im Unteren Sinemurium dargelegt.

## Dank

Der Verfasser dankt ganz herzlich Herrn Dr.-Ing. R. SCHLEGELMILCH (Aalen) und Dr. G. BLOOS (Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart) für konstruktive Kritik und Diskussionsbeiträge zu diesem Manuskript, ebenso Herrn Dr. H. GOCHT (Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Tübingen) für Auskünfte über den Verbleib von Typen der Sammlung EISENACK, und Herrn G. WERNER (Aalen-Dewangen) für Mitteilungen über Hettangium-Belemniten im Raum Aalen.

## 2. Belemnitenfanghækchen aus der Psilonotenbank von Bebenhausen

### 2.1. Lage

Die Fundstellen der Psilonotenbank liegen im Störungssystem des Bebenhäuser Grabens, im Bettelbach zwischen Tübingen und Bebenhausen (Abb. 1; Blatt Nr. 7420 Tübingen, R 35 02 500–03 375, H 53 79 250–800, vor allem R 35 03 250, 03 600, H 53 79 575, 79 800). Nur der höhere Teil des Profils ist in Bloos (1976: 250, 258, Profil Nr. 58) dargestellt. Zwischen dem Heuberger Tor und der Einmündung des Bettelbaches in den Goldersbach blieben auf ca. 1,5 km Länge Reste von Rhaetium bis Unteres Pliensbachium erhalten. Sie liegen in einem WSW-ENE streichenden tektonischen Grabenbruch der Walddorf-Bebenhäuser Zone inmitten von Keuper. Sie sind allerdings in kleine bis kleinste tektonische Schollen zerlegt. Das relativ vollständigste Profil vom Rhaetium bis in die Semicostatum-Zone findet sich als Steilwand über dem Bettelbach und unterhalb des Vogelbrunnens, unmittelbar unter dem Fahrweg Heuberger Tor–Bebenhausen (Blatt Nr. 7420 Tübingen, R 35 03 150, H 53 79 500). In ihm ging allerdings das höhere Hettangium durch Abscherung verloren. Die Psilonotenbank liegt fast auf Bachniveau; Unteres Sinemurium lagert mit tektonisch bedingter Lücke direkt auf tieferem Hettangium. An dieser Stelle fand sich ein etwa 15 mm langer, *Nannobelus*-artiger Belemnit lose auf der Psilonotenbank, bei dem ungeklärt blieb, ob er aus den Psilonotentonen stammt oder aus Mergelhorizonten der Semicostatum-Zone herunterstürzte, die hier nur selten *Nannobelus acutus* (MILLER) führen.

Die Psilonotenbank kommt in derselben Ausbildung noch an einer zweiten Fundstelle vor, nämlich im Seebach nördlich Bebenhausen (Abb. 1; Blatt Nr. 7420 Tübingen, R 35 04 625–04 850, H 53 81 000–80 800). Nur wenig weiter südlich des Bettelbaches, am Heuberger Tor, sowie im Gewand Rosenau im NW von Tübingen (Abb. 1; Blatt Nr. 7420 Tübingen, R 35 02 325, H 53 78 950) und auf der Waldhäuser Höhe in Tübingen sowie in den Steinbrüchen von Tübingen-Pfrondorf (Blatt Nr. 7420 Tübingen, R 35 07 600, H 53 78 000 und R 35 07 325, H 53 77 950) keilt diese Stillwasserafazies rasch aus: Dort fehlt die *psilonotum*-Subzone; die *johnstoni*-Subzone der Psilonotenbank liegt in schillreicher grobklastischer Ausbildung erosiv direkt auf dem Rhätsandstein. Sie führt keine Cephalopodenfanghækchen.

### 2.2. Stratigraphie

Das Profil im Bereich der Trias/Jura-Grenze im Bettelbach gliedert sich von oben nach unten (Abb. 2):

- IX. >100 cm Tonstein, mittelgrau, hart, schiefrig; Basis (Probe Be 1d) stärker karbonatisch, schillreicher und mit einer reichen Foraminiferen- und Ostracodenfauna sowie Cidaren, ferner kleinen, pyritisierten Ammonitennuklei, aber keinen Coleoidenresten (Psilonotenton).
- VIII. 18 cm Kalkstein, dunkelgrau, sandig, pyritreich, nicht so hart und spröde wie V–VII, mit Muscheln, oben mit bis zu 20 cm großen, verdrückten *Psiloceras* sp.; Säurerückstand (Probe Be 1c) mit einigen Echinodermenresten, sonst nahezu steril (oberer Teil der Psilonotenbank).
- VII. 30 cm Kalkstein, sandig, dunkelgrau, pyritreich, Ammoniten teilweise mit Wohnkammer aus hellgrauem Kalkmergelstein, darunter *Psiloceras distinctum* POMPECKJ und *P. johnstoni* (J. SOWERBY), *P. (Waehneroceras) subangulare* (WÄHNER) sowie vielen Muscheln (V–VII = unterer Teil der Psilonotenbank, maximal 60 cm mächtig).
- VI. 15 cm Kalkstein, schwarzgrau, wie vorher, aber härter und spröder, mit Ichthyo- und Plesiosaurierknochen, *Cenoceras striatum* (J. SOWERBY), *Psiloceras psilonotum* (QUEN-

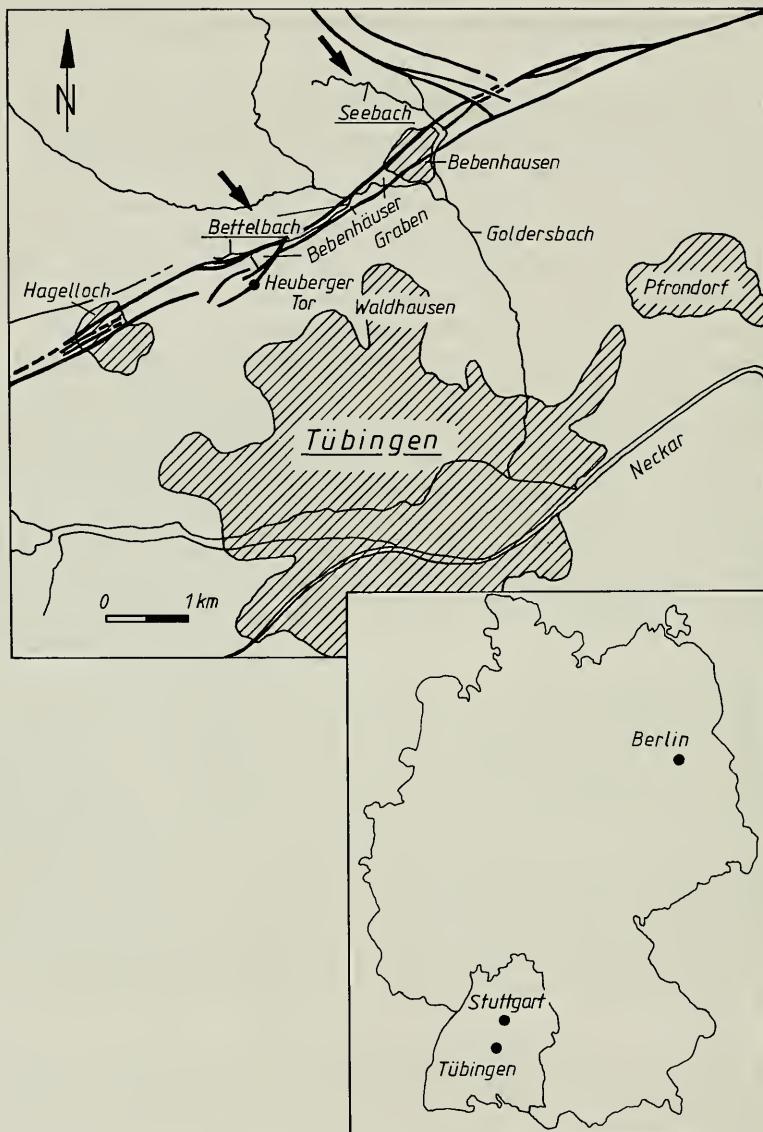


Abb. 1. Lage der Fundstellen Seebach und Bettelbach nördlich von Tübingen im Bereich des Bebenhäuser Grabens.

STEDT), dem mutmaßlich dazugehörigen Mikroconch „*Neophyllites brevicellatus* POMPECKJ“, *P. hollandi* M. SCHMIDT, *P. plicatum* (QUENSTEDT), *P. calliphylloides* POMPECKJ, *Pleurotomaria*, *Plagiotoma punctata* (J. SOWERBY), anderen Muscheln, kleinen Schnecken, *Acrodus*- und anderen Fischzähnchen; oft durchzogen von wenige mm-starken biotritischen, grobkörnigeren, hellen Bändern, die viel kleine Gastropoden und vereinzelt Grabgänge führen; Säurerückstand (Probe Be 1b) mit wenigen agglutinierten Foraminiferen und Echinodermenresten.

V. 0–15 cm Kalkstein, schwarzgrau, weniger sandig als vorher, aber härter und splittriger, merklich bituminös, oft laminiert, selten schiefrig, mit vielen kleinen Anaptychen von

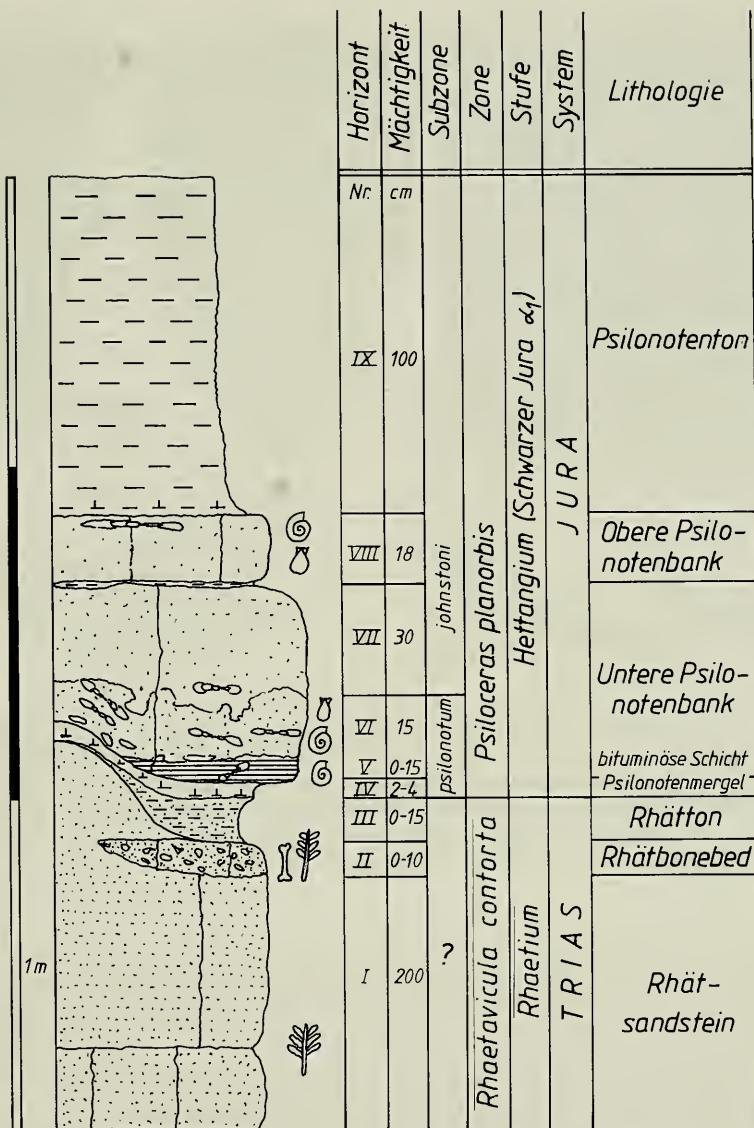
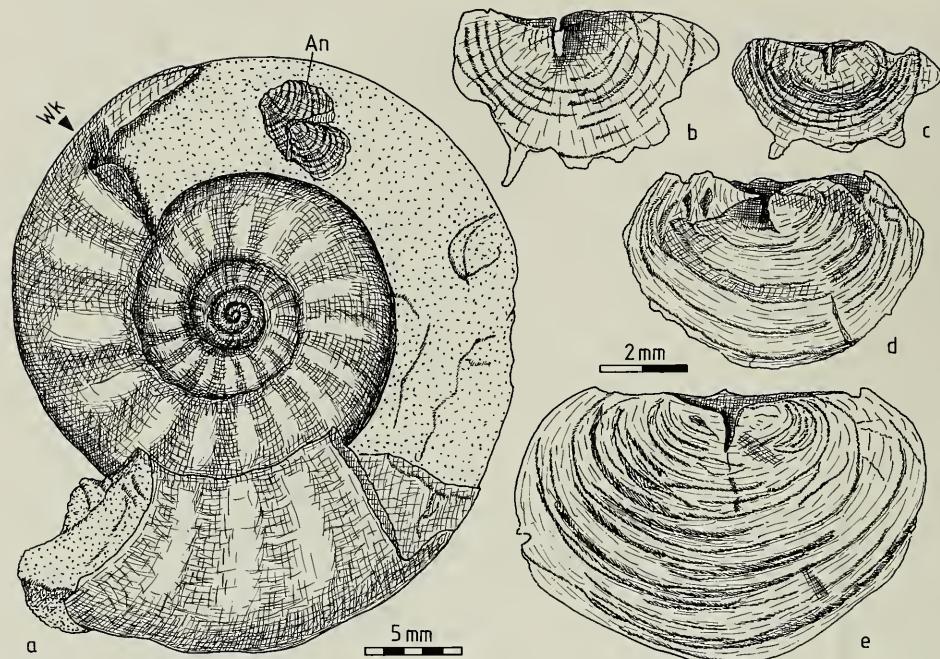


Abb. 2. Idealprofil, zusammengestellt nach Teilprofilen im Bettelbach zwischen Tübingen und Bebenhausen. Die Coleoidenfanghækchen stammen aus Horizont V, der bituminösen Basis im tiefsten Teil der Psilonotenbank.

*Psiloceras* und kleineren Gehäusen von *Psiloceras psilonotum* (QUENSTEDT), *P. plicatulum* POMPECKJ, *P. calliphyloides* POMPECKJ, einem Coleoidenphragmokon, viel Cephalopodenfanghækchen und Treibholzstückchen (bituminöse Schicht im unteren Teil der Psilonotenbank).

- IV. 2-4 cm Tonmergelstein, dunkelgraubraun, mit zahlreichem Echinodermendetritus (Basis des Hettangium); als Füllung flacher Mulden in der Oberfläche des Rhätsandsteins.
- III. 0-15 cm Siltstein, weich, hellblaugrau, feinstsandig, mikro- und makrofossilfrei (Rhätton; Probe Be 1a).

Abb. 3. Anaptychen von *Psiloceras*.

a: *Psiloceras plicatulum* POMPECKJ mit *in situ*-Anaptychus im hinteren Drittel der aufgebrochenen Wohnkammer, in zwei Teile zerrissen. SMNS Nr. 24990. –  
 b–e: Isolierte Anaptychen von *Psiloceras*, besonders häufig in dieser Schicht. Hettangium, Planorbis-Zone, *psilonotum*-Subzone, Basis der unteren Psilonotenbank, Horizont Nr. V in Abb. 2, Bettelbach zwischen Tübingen und Bebenhausen 1977–1982. Slg. WR Nr. 1003 und 1011. SMNS Nr. 24991–24993.

- II. 0–10 cm Sandstein, linsenartig mit zahlreichen Koproolithen sowie schwarzen Resten von Zähnen und Knochen durchsetzt, rasch auskieselnd (Rhätbonebed).  
 I. >200 cm Sandstein, gelbbraun, sehr feinkörnig, gut sortiert, dickbankig, ungeschichtet, auf Schichtflächen mit Grabbauden, Treibholz und Pflanzenhäcksel (Rhätsandstein).

Die Fanghähkchenfunde stammen aus dem Horizont V des Profils. Der darunterliegende Mergel (Horizont IV) enthielt nur Echinodermenreste.

Die untersuchte Schicht V führt an beiden genannten Fundstellen folgende Cephalopoden: *Psiloceras psilonotum* (QUENSTEDT), *P. plicatulum* (QUENSTEDT) und *P. calliphylloides* POMPECKJ. In etwa 20 Jahren fand sich nur ein einziges *Cenoceras striatum* (J. SOWERBY) sowie ein Phragmokon von *?Phragmoteuthis* (RIEGRAF 1982: 92, Abb. 1a, 2a; vorliegende Arbeit Abb. 4a).

Mit Horizont V liegt eine Stillwasserfazies mit Fossilerhaltung vom Typ einer Konservatlagerstätte vor, die zur Untergruppe der Stagnate zu rechnen ist (SEILACHER 1970: 38; SEILACHER, REIF & WESTPHAL 1985; SEILACHER & WESTPHAL 1971). Die Bioturbation in unserem Bebenhäuser Horizont ist daher gering. Die bituminöse Schicht beschränkt sich in der Umgegend von Bebenhausen selbst innerhalb eines Aufschlusses auf einzelne Linsen (Muldenfüllungen). Sie entging daher meist der Aufmerksamkeit früherer Bearbeiter. Es wurden bisher aus ihr Anaptychen (Abb. 3), u.

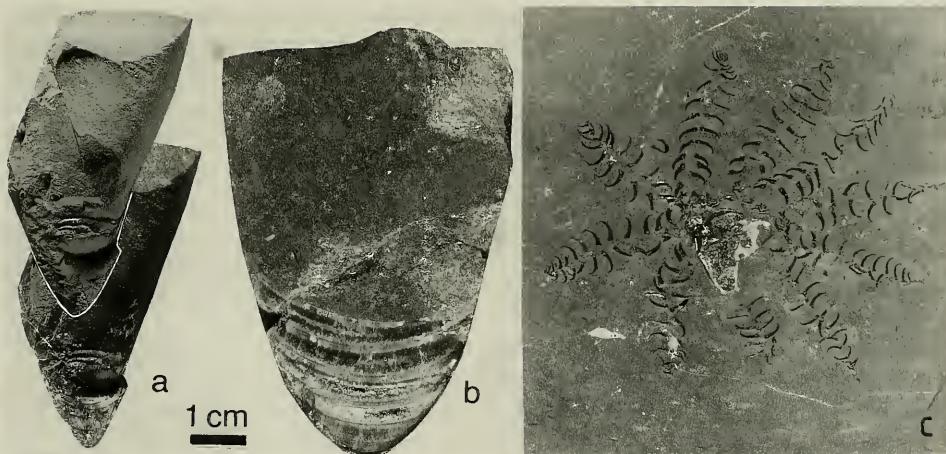


Abb. 4. *Phragmoteuthis*, drei Beispiele.

a: ?*Phragmoteuthis* sp. Hettangium, Planorbis-Zone, *psilonotum*-Subzone, Basis der Psilonotenbank, Horizont Nr. V in Abb. 2, Bettelbach zwischen Tübingen und Bebenhausen. Oben mit Ammoniumchlorid bedampft, unten unbedampft. Slg. Geol.-Paläont. Inst. Univ. Tübingen, Nr. GPIT 1555/1. Orig. zu RIEGRAF 1983: 92, Abb. 1a, 2a. Natürliche Größe. Leg. W. RIEGRAF 1980. –

b: *Phragmoteuthis* sp. cf. *Phragmoteuthis montefiorei* (BUCKMAN 1880). Unteres Sinemurium, Bucklandi-Zone, *conybeari*-Subzone, Kupferfelsbank (Spiratissimum-Bank), Tübingen, Stadtteil Waldhausen. Leicht schräger Längsschliff. Nr. GPIT 1555/2. Orig. zu RIEGRAF 1983: 92, Abb. 1b, 2b. Natürliche Größe. Leg. W. RIEGRAF 1980. –

c: *Phragmoteuthis conoocauda* (QUENSTEDT 1849) bisher vollständigste Armkrone mit zehn etwa gleichlangen, fanghäkchenbesetzten Armen. Unteres Toarcium, *Tenuicostatum*-Zone, obere *semicelatum*-Subzone, Koblenzer, Schwarzwjura eII1, Stbr. Kirschmann zwischen Ohmden und Schlierbach, Krs. Göppingen. Orig. im Museum Hauff, Holzmaden.

a. von OPPEL (1856) und RIEGRAF & SCHMITT-RIEGRAF (1995: 168, Taf. 18, Fig. 1a–e), beschrieben.

Darüber, im mittleren und stärker bioturbaten und sandigen Abschnitt der Kalkbank (Horizont VII, Abb. 2), zeigen auch in Bebenhausen stärker berippte Arten aus der Gruppe des *Psiloceras johnstoni* (J. SOWERBY) die etwas jüngere Fauna der *johnstoni*-Subzone an. In diesem Abschnitt fanden sich bisher keine Dibranchiatenreste.

### 2.3. Erhaltung

Trotz des Einschlusses der Cephalopodenfanghäkchen in einer dichten Kalkbank mit geringer Kompaktion ist die Erhaltung nur mäßig: Sie sind mehr oder weniger verdrückt, zu einer schwarzen, glänzenden oder rauen Substanz inkohlt und ehemalige Oberflächenstrukturen kaum mehr oder nicht zu erkennen. Der seitliche Sporn (Nebenspitze) ist nicht immer wahrnehmbar. Manche Häkchen scheinen teilweise mit Pyrit imprägniert oder innen gefüllt zu sein. Die Basis war offensichtlich besonders empfindlich und ist deshalb seltener überliefert als im westfälischen Campanium (Abb. 6/12–14). Die stärkere Verdrückung und Inkohlung von Cephalopodenfanghäkchen aus Bebenhausen bewirkte eine verringerte Zerbrechlichkeit,

während besser erhaltene Häkchen aus Kalkbänken (z. B. Abb. 9/5–6) oder Wirbeltiermägen (BÖTTCHER, 1989, Abb. 5–14) nach der Säurebehandlung extrem fragil sind. Rezente Fanghäkchen bestehen aus  $\beta$ -Chitin (KEAR et al. 1995: 107); bei den fossilen Gegenstücken ist  $\beta$ -Chitin wahrscheinlich, aber bisher nicht untersucht.

#### 2.4. Präparation und Auslesen

Die vorliegenden Funde wurden bei einer Untersuchung der Psilonotenbank auf agglutinierte Foraminiferen im Jahre 1983 gemacht. Aus dem harten Gestein ist eine Gewinnung nur durch eine Aufbereitung in Salz-, Monochloressig- oder Essigsäure möglich. Der relativ hohe Bitumengehalt verhindert, daß die Bank selbst in konzentrierter Salzsäure zerfällt. Daher muß entkalktes Gestein immer wieder abgewaschen bzw. abgebürstet werden, was häufig zur Beschädigung der ohnehin zerbrechlichen Fanghäkchen führt. Die Prozedur mit Essigsäure oder Monochloressigsäure ist wesentlich langwieriger und umständlicher, liefert aber weniger zerbrochene Fanghäkchen. Die Fanghäkchen blühen aufgrund ihres Pyritgehaltes oft nach einigen Jahren aus oder zerfallen aus anderen Gründen. Sie müssen daher nach der Extraktion rasch konserviert werden.

Der Lösungsrückstand muß durch ein 0,063 mm-Sieb gewaschen werden. Würde man, wie bei der Gewinnung von anderen empfindlichen Mikrofossilien (z. B. Radiolarien) üblich, nur dekantieren, könnte ein Teil der Häkchen aufschwimmen und dadurch verloren gehen. Bei der Menge des Lösungsrückstandes (feinster Sand, Bitumina, Pyrit) und der Kleinheit der Häkchen (Länge überwiegend 0,1–0,4 mm, selten bis 2 mm) ist das Auslesen zeitaufwendig und mühsam.

#### 2.5. Entstehung der Fanghäkchen vorkommen

Zur Ablagerungszeit der Psilonotenbank wanderten vermutlich Coleoidea – zusammen mit der aus der Tethys stammenden Ammonitengattung *Psiloceras* – aus dem alpinen Bereich nach Südwestdeutschland ein und breiteten sich hier aus. Ihre Überreste wurden so im Raum um Bebenhausen fossil. Damit beschränkt sich – so weit derzeit abzusehen – ihr fossiles Vorkommen auf den tieferen Beckenbereich (Stillwasserfazies), der heute (nach Erosion des Jura in großen Teilen Baden-Württembergs) vor allem zwischen Bebenhausen und Stuttgart erhalten ist. Der einstige Lebensraum dürfte jedoch wesentlich größer gewesen sein.

Unter den Fanghäkchen befinden sich alle Typen einer Armkrone, d. h. distale (körperferne) und proximale (körpernahe) Häkchen, was für eine halbwegs autochthone Herkunft des Materials spricht. Weiträumige Strömungsverfrachtung oder -sortierung ist weitgehend auszuschließen. Die Armkronen der Tiere müssen an der Wasseroberfläche oder am Meeresboden zerfallen und die isolierten Häkchen ziemlich rasch eingebettet worden sein. Schlechte Durchlüftung der Wassersäule über dem Meeresboden (sauerstoffarme Verhältnisse) und weitgehend fehlende Bioturbation im Sediment erklären die überdurchschnittlich häufige Überlieferung horniger Substanz (Fanghäkchen, Anaptychen) im tiefsten Teil der Psilonotenbank (Horizont V). Umso auffälliger ist das Fehlen von Phragmokonen, Rostren oder größeren Häkchen (*Onychites*). Gerade letztere würde man selbst als kleine Bruchstücke im Säurerückstand noch gut erkennen.

Für das Fanghökchenvorkommen von Bebenhausen, in dem zugehörige Rostren oder Phragmokone (mit einer Ausnahme) fehlen, gibt es folgende Möglichkeiten der Entstehung:

– 1. Die Hökchen gehören zu Belemniten, die noch kein Rostrum besaßen oder nur ein solches, das in den schwäbischen Psilonotenschichten nicht überliefert war (z. B. aus Aragonit oder nur aus organischem Material). Unter günstigen Bedingungen würde man jedoch inkohlt Abdrücke des Rostrums und Reste der Phragmokone und eventuell *Onychites* finden. Das ist bisher nicht der Fall. Eventuell besaßen die frühesten Belemniten keine Tentakelhaken (*Onychites*). Die Möglichkeit einer Fundlücke besteht bei solchen leicht vergänglichen Coleoidenresten immer.

– 2. Die Hökchen gehören zu *Belemnotheutis*- oder *Atractites*-artigen Tieren. Gerade von den ersteren sind jedoch aus einigen Fossil Lagerstätten (Posidonienschiefen des Unteren Toarcium; Oxford Clay, England; Solnhofener Plattenkalke) fast vollständige Tiere mit Proostracum und Armkronen bekannt. Von triadischen oder unterjurassischen *Atractites* kennt man bisher weder Proostracum noch Fanghökchen. Ihre Phragmokone müßte man in der Psilonotenbank mindestens als Trümmer finden, was bisher nicht der Fall war.

– 3. Fanghökchen, Phragmokone und Rostren könnten sich bei der Verwesung von den Weichteilen getrennt und anderswohin verdriftet und eingebettet worden sein. Die besonders empfindliche Armkrone mit den Fangarmen und Fanghökchen zerfiel zuerst und sank im Beckenbereich zu Boden (z. B. PINNA 1972). Die Phragmokone trieben länger an der Meeresoberfläche und kamen eventuell in der Beckenfazies nur in Ausnahmefällen zur Ablagerung, besonders, wenn sie durch einen Räuber angebissen oder zertrümmert wurden, somit rasch ihren Auftrieb verloren (RIEGRAF 1982). Dagegen spricht, daß man in anderen Faziesbereichen des Hettangium bisher keine Coleoideenhartteile fand.

Die kleinen Belemnitenrostren der Gattung *Schwegleria* fanden sich bisher nur in den Psilonotentonen (*hagenowi*-Subzone; Mitt. G. BLOOS 1995) von Nürtingen (SCHLEGELMILCH 1996). Die Psilonotentone sind zur Überlieferung von aragonitischen Cephalopodengehäusen in der Regel denkbar ungünstig, weil sich der Aragonit rasch auflöste. Der Calcit der Rostren konnte jedoch erhalten bleiben. Phragmokone könnten nur überliefert werden, wenn sie rechtzeitig durch Pyrit oder Markasit ersetzt wurden. Fanghökchen müßte man theoretisch in Schlämmproben finden, wenn ausreichende Sauerstoffarmut am Meeresboden zu ihrer Konservierung führte. Das scheint aber in den Psilonotentonen nicht der Fall zu sein, wie die bisherigen mikropaläontologischen Untersuchungen des Verfassers im mittleren Württemberg ergaben. Reiche Foraminiferenfaunen mit vielen Ostracoden sind im Hettangium auffallend an etwas karbonatreichere Horizonte unter und über Kalkbänken beschränkt (Psilonotenbank, Oolithenbank). Selektive Diagenese dürfte sich auf jeden Fall auf die Erhaltung der Coleoidenfauna ausgewirkt haben, weshalb man sie offenbar nur in bestimmten Niveaus findet.

– 4. Das Fehlen von karbonatischen Hartteilen (Phragmokon, Rostrum) läßt noch eine andere Möglichkeit der Deutung zu: Die Hökchen stammen nicht direkt von zerfallenen Tintenfisch-Leichen, sondern aus Anreicherungen im Magen von größeren Räubern wie Krokodilen, Ichthyosauriern oder Plesiosauriern, seltener Fischen (BÖTTCHER 1989: 15). Diese Reptilien reichern bis zu einigen hunderttausend oder weit über eine Million Fanghökchen in ihrem Magen oder Vormagen an, wie z. B. für

den Unteren Jura sehr anschaulich durch BÖTTCHER (1989: 4–5, 12), KELLER (1976: 270) und POLLARD (1968: 385–386) dargelegt. Die Fanghähkchen wurden danach sehr wahrscheinlich in großer Zahl in Form von Speiballen von den Räubern wieder ausgewürgt. Würde dieser Vorgang an einem Ort häufiger geschehen und diese Konzentrationen von ganz schwachen Strömungen über das Sediment verteilt, käme sicherlich eine Fanghähkchenlagerstätte wie die hier beschriebene zustande. Rezent führen vergleichbare Vorgänge bei verschiedenen marinen Wirbeltieren (Wale, Robben, Vögel, Haie) zur Anreicherung von zahllosen Cephalopodenkiefern aus Chitin auf dem Meeresgrund. Im Extremfall beobachtete man dabei eine Verschleppung von Tintenfischresten durch Wale bis mehrere tausend Kilometer vom einstigen Lebensort der Tintenfische entfernt (Literaturzusammenstellung in RIEGRAF & SCHMITT-RIEGRAF 1995: 20). Dabei ist bei den weiter oben angeführten jurassischen Wirbeltierfunden bisher nicht geklärt, warum sich in den Mageninhaltungen keine karbonatischen Reste von Coleoideen finden, ja oft nicht einmal in den Fundhorizonten selbst, obgleich ein großer Teil der beobachteten Fanghähkchen im Unteren Toarcium nachweislich zu Belemniten gehörte.

Für das hier beschriebene Fanghähkchenvorkommen von Bebenhausen erscheint die Anreicherung durch die Möglichkeit unter Punkt 4 am wahrscheinlichsten. Die bisher bekannten Coleoidenreste im Hettangium von Nord- und Südwestdeutschland sind recht sporadisch verteilt. Neben dem primären Fehlen von Coleoiden in den meisten Horizonten dürfte dafür eine Kombination aus synsedimentären (Strömungssortierung; Verdriftung) und diagenetischen Einflüssen (Aragonitauflösung; Zersetzung von hornigen Resten) in Frage kommen. Häufig schlechte Aufschlußverhältnisse und Fundlücken (weil man zumeist nur auf Ammoniten achtete) trugen wahrscheinlich ebenso zu der Seltenheit solcher Funde bei. Jedoch gibt es auch bisher unerklärliche Lücken in der fossilen Überlieferung: Im gesamten Hettangium und Sinemurium von Südwestdeutschland steht bisher nur ein einziger, großer, primär calcitischer Nautilidenoberkiefer, *Rhyncolites punctatus* (TILL), mutmaßlich zu *Cenoceras* gehörig (RIEGRAF & SCHMITT-RIEGRAF, 1995: 46, Taf. 4, Fig. 1a-c), schätzungsweise vielen tausenden von Gehäusefunden gegenüber.

## 2.6. Beschreibung und Taxonomie

Die Gesamtlänge der untersuchten Fanghähkchen und -fragmente beträgt zwischen 0,1 und 2 mm. Noch größere mögen vorkommen, sind aber dann selten. Hinsichtlich der Krümmung besteht eine erhebliche Variabilität. Man beobachtet im extrahierten Material (Abb. 5 und Abb. 6/1–8) alle Krümmungsstadien, die man entlang eines Coleoidenarms finden kann: proximale (körpernahe), kräftig gekrümmte mit breitem Schaft („Sporn“; Abb. 5/1–8) bis gestreckte mit schmälerem Schaft (distal; körperfern; Abb. 5/15–25). Bei allen Hähkchen erfolgte die Einkrümmung der Spitze („Uncinus“) mehr oder weniger gleichmäßig; ihre Krümmung ist daher gerundet, vor allem bei proximalen Hähkchen (Abb. 5/1–8). Eine scharfe Abknickung des Uncinus tritt nur bei einem Exemplar (Abb. 6/1) auf, wie auch im westfälischen Campanium beobachtet (Abb. 6/8).

Charakteristisch und taxonomisch bedeutsam bei den Bebenhäuser Fanghähkchen ist die Existenz einer Nebenspitze (auf Abb. 5 und 6 mit „N“ bezeichnet). Die Nebenspitze unterscheidet sie von allen anderen Coleoiden-Fanghähkchen. Sie gehören aufgrund dieses Merkmals zum Fanghähkchentyp *Paraglycerites* EISENACK 1939. Die

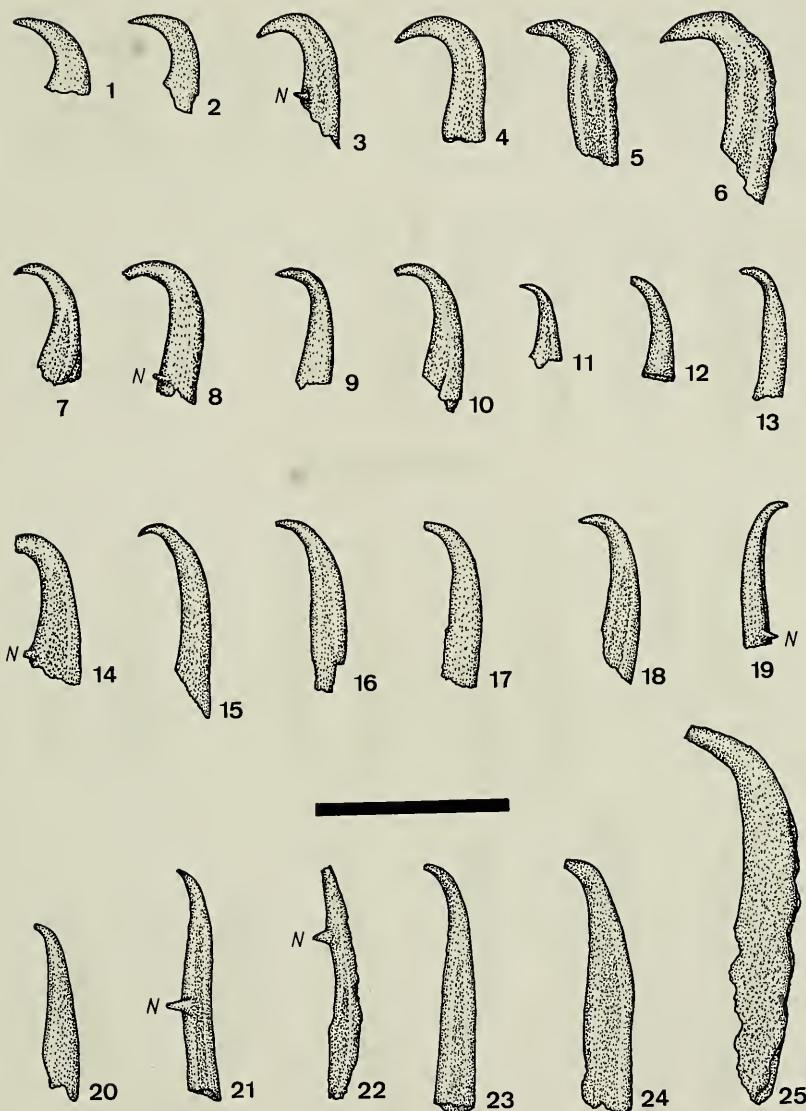


Abb. 5. Belemnitenfanghähkchen (Typ *Paraglycerites*), meist fragmentarisch erhalten; Het-tangium, Planorbis-Zone, *psilonotum*-Subzone, Basis der unteren Psilonotenbank, Horizont Nr. V in Abb. 2, Bettelbach zwischen Tübingen und Bebenhausen. N Nebenspitze.

1–20, 23–25: *Paraglycerites necans* EISENACK 1939, 21–22: *Paraglycerites antedentatus* EISENACK 1939; 1–12, 14: distale, 13, 15–25: proximale Hähkchen. SMNS Nr. 24975. Maßstab 1 mm.

Nebenspitze („Sporn“) ist bei Hähkchen mit proximaler Position am Fangarm klein (Abb. 5/1–8), bei distal positionierten Hähkchen dagegen deutlicher (Abb. 5/15–25).

Nach der Stellung der Nebenspitze (N) lassen sich im Bebenhäuser Material zwei verschiedene Typen feststellen: *Paraglycerites necans* EISENACK 1939 und *Paraglyc-*

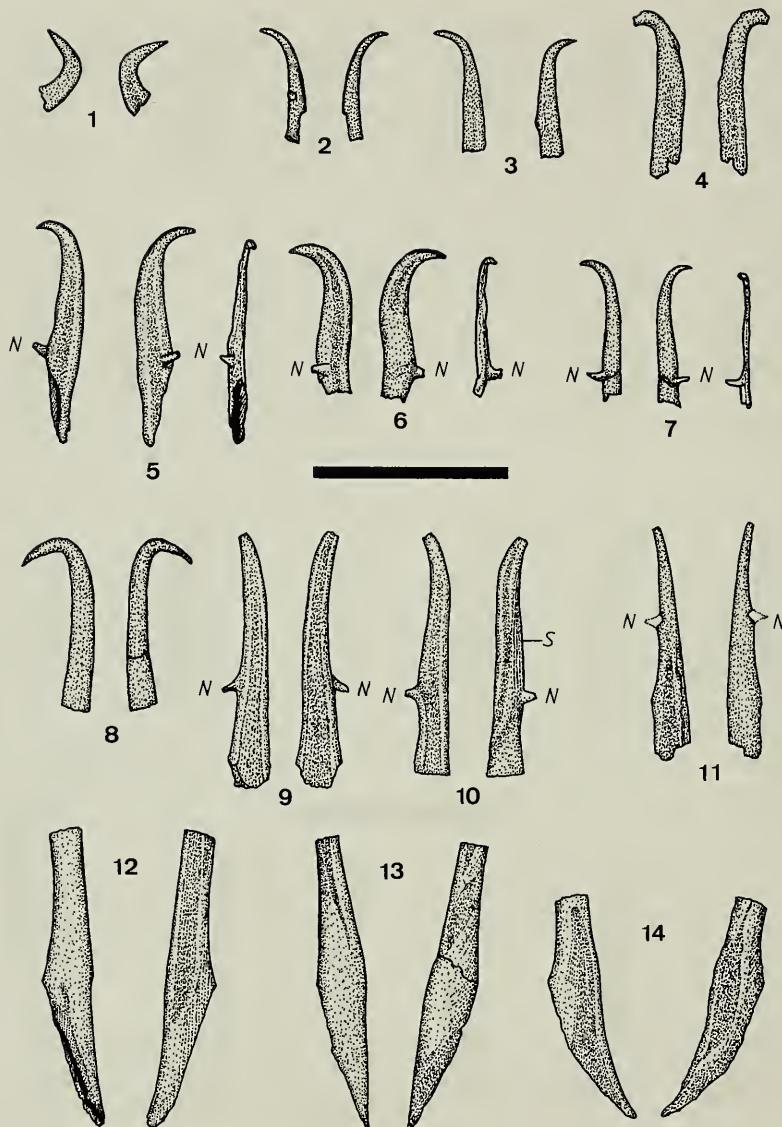


Abb. 6. Belemnitenfanghähkchen (Typ *Paraglycerites*), proximale Hähkchen, meist fragmentarisch erhalten; Hettangium, Planorbis-Zone, *psilonotum*-Subzone, Basis der unteren Psilonotenbank, Horizont Nr. V in Abb. 2, Bettelbach zwischen Tübingen und Bebenhausen. N Nebenspitze.

1-7: *Paraglycerites necans* EISENACK 1939; die Längsstreifung (S) des Exemplars von 10 wurde auch bei einem nicht abgebildeten Fragment von Bebenhausen beobachtet. SMNS Nr. 24975. Maßstab 1 mm.

8-14: *Paraglycerites antedentatus* EISENACK 1939 zum Vergleich mit *Paraglycerites necans* aus dem Hettangium. Oberes Campanium, basale *mucronata*-Zone, turbiditischer Tonmergelstein der oberen Stromberger Schichten, ca. 7 m unter der tiefsten Grundbank; Everswinkel, Krs. Warendorf, östlich Münster/Westf.; Probe EW 494 im Profil bei RIEGRAF (1995b: 150, Abb. 11). SMNS Nr. 24976.

*rites antedentatus* EISENACK 1939. Bei *P. necans* sitzt die Nebenspitze im basalen Drittel der Hækchenlänge (Abb. 5/3, 8, 14; Abb. 6/5–7), bei *P. antedentatus* in der Mitte des geraden Hækchenteils (Schaft) oder etwas weiter der Hækchenspitze zu (Abb. 5/21–22). Synonym zu *P. antedentatus* ist sicherlich *Paraglycerites curvatus* KOZUR 1971 (hier: Abb. 7/3, links); einziger Unterschied: das von KOZUR abgebildete Hækchen besaß vermutlich eine proximale Stellung am Fangarm, der Holotypus von EISENACK eine distale (hier: Abb. 7/3, rechts).

Man kann nicht ausschließen, daß die als *P. necans* und *P. antedentatus* unterschiedenen Typen zu einer Armkrone gehörten. Dabei ist anzumerken, daß die in Abb. 5 dargestellten Fanghækchen aus einem anderen, etliche Jahre früher aufbereiteten Handstück stammen als die Stücke in Abb. 6/1–7.

Bei der Gewinnung der Hækchen (s. o.) ist die Nebenspitze häufig verloren gegangen (Abb. 5/1–2, 4–7, 9–13, 15–18, 20, 23–25; Abb. 6/1–4); dies gilt mehr oder weniger auch für die Basis der Hækchen (ausgenommen Abb. 6/5). Wo vorhanden, sitzt die Nebenspitze auf der linken Schaftseite (Abb. 6/5, 7) oder häufiger auf der rechten (Abb. 5/3, 8, 14, 21–22; Abb. 6/6) – jeweils von der eingekrümmten (Innen-) Seite des Hækchens gesehen. Ein ähnliches Überwiegen der „rechten“ Hækchen (13 gegenüber 9 „linken“) zählt man auch auf den Tafeln von KULICKI & SZANIAWSKI (1972). Je ein „linkes“ und „rechtes“ Hækchen dürften zusammen ein Hækchenpaar am Fangarm gebildet haben.

Die Nebenspitze stand bei den Bebenhäuser Funden ursprünglich beinahe senkrecht bis leicht nach der Innenseite des Hækchens geneigt auf der Seitenfläche des Schaftes. Durch die Sedimentkompaktion wurde sie jedoch regelmäßig zur Innenseite hin geknickt, so daß sie fossil mit dem Hækchen meist in einer Ebene liegt.

Die schwachen Längsgruben auf den Schaftflächen (Abb. 5/21–24; Abb. 6/5–6) röhren von der Sedimentkompaktion her und sind keine ursprünglichen Merkmale. Eine primäre, feine Längsstreifung (wie in Abb. 7/10 als „S“ gezeigt) war nur bei einem hier nicht abgebildeten Exemplar von Bebenhausen sichtbar.

Viel mehr als in Abb. 5 und Abb. 6/1–7 dargestellt, läßt sich nicht beschreiben. Dazu ist die Erhaltung zu schlecht bzw. zu fragmentarisch. Alles brauchbare Material ist hier abgebildet, ausgenommen Bruchstücke, die weniger als einem halben Fanghækchen entsprechen.

Nach heutiger Kenntnis (s. u.) kommen Fanghækchen mit Nebenspitze (Typ *Paraglycerites* EISENACK) nur bei Belemniten vor. Die vorliegenden Fanghækchen sind überraschenderweise bereits so typisch entwickelt, daß sie zu vergleichbaren wesentlich jüngeren Funden aus dem Campanium Westfalens keine nennenswerten Unterschiede aufweisen (Abb. 6/8–14).

## 2.7. Diskussion

Cephalopodenfanghækchen variieren in ihrer äußeren Form beträchtlich – je nach ihrer Position am Fangarm des jeweiligen Tintenfisches (zentral, distal, proximal). Deshalb und wegen ihrer Merkmalsarmut lassen sich nur wenige Morphotypen sicher unterscheiden, die zudem oft Reichweiten vom Unteren Jura bis zur Oberen Kreide aufweisen. Die in KULICKI & SZANIAWSKI (1972) aufgestellten Gattungen und Arten beruhen zum Teil auf zufälligen Einzelheiten der Erhaltung und sind in der Zukunft sicherlich nicht alle aufrechtzuerhalten.

Nur die Gattung *Onychites* QUENSTEDT, die große Tentakelhaken der Belemniten umfaßt, läßt deutlich echte „Arten“ erkennen. Sie sind in der Regel verschieden groß (bis 5 cm Länge), unterschiedlich stark gekrümmmt und mit verschiedenartigen Oberflächenskulpturen versehen (Abb. 10/1–5; QUENSTEDT 1856–1857, Taf. 24, Fig. 59–62; Taf. 34, Fig. 2?, 3–5; Taf. 69, Fig. 21–22; Taf. 99, Fig. 11–15; ENGESER 1987). Bei aufmerksamer Beobachtung ihres Vorkommens im Gelände und der sie begleitenden Belemniten lassen sich die bisher beschriebenen *Onychites*-Arten eventuell bestimmten Belemnitenarten zuordnen. Fehlen Onychiten bei Weichteil-Belemniten, bleibt jeweils unklar, ob sie nicht erhalten sind oder primär nicht vorhanden waren. Nach der Art, wie rezente Kalmare nach ihrem Tod zerfallen (RIEGRAF & HAUFF 1983: 471), trifft eher das erstere zu.

Der Hauptunterschied der vorliegenden Fanghähkchen gegenüber denen anderer Coleoiden besteht in der Existenz einer Nebenspitze. Weitere Unterschiede werden nachstehend genannt.

Die Hähkchen triadischer und liassischer *Phragmoteuthis* sind in der Regel der Basis zu ziemlich verbreitert und im Vergleich zum Tier verhältnismäßig groß und auffallend breit (Abb. 10/6; RIEGRAF, WERNER & LÖRCHER 1984, Taf. 10, Fig. 11; RIEBER 1970: 35, Abb. 2–3). Die Hähkchen von *Suevitaeuthis* REITNER & ENGESER sind sehr langgestreckt, zierlich und schmal, die von *Belemnnotheutis* PEARCE und *Acanthoteuthis* WAGNER (*Arites* KOZUR pars; *Acanthuncus* KULICKI & SZANIAWSKI) im Verhältnis zu *Paraglycerites* stärker gestreckt, ihre Krümmung allmählicher und gerundeter, häufig zierlicher. In manchen Fällen sind sie der Basis zu *Phragmoteuthis*-artig verbreitert (QUENSTEDT 1856–1857, Taf. 99, Fig. 16).

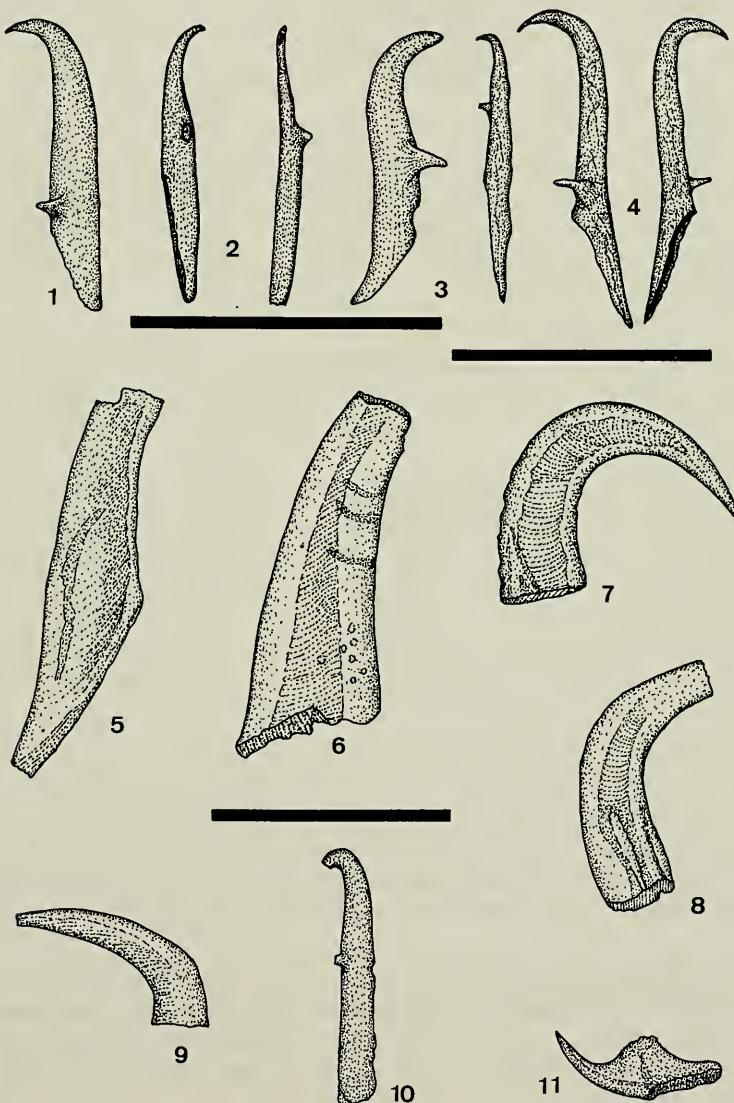
Bedauerlicherweise kennt man die Fanghähkchen triadischer oder liassischer Aulacocerida (u. a. mit *Aulacoceras* und *Atractites*) bisher nicht, falls sie überhaupt welche besaßen. Die von FISCHER (1947: 18, Abb. 6) zu *Prographularia groenlan-*

Abb. 7. Belemnitenfanghähkchen und Scolecodonten.

- 1: *Paraglycerites necans* EISENACK 1939. Unterer Jura, Großer Seeberg bei Gotha, Thüringen. Nach KOZUR 1971: 75, Taf. 17, Fig. 1. Maßstab wie 4.
- 2: *Paraglycerites antedentatus* EISENACK 1939. Pliensbachium/Toarcium, Tongrube Grimen bei Greifswald, Mecklenburg. Nach KOZUR 1971: 75, Taf. 17, Fig. 2a–b. Maßstab 1 mm.
- 3: Links: *Paraglycerites curvatus* KOZUR 1971. Holotypus. Pliensbachium/Toarcium, Tongrube Grimen bei Greifswald, Mecklenburg. Nach KOZUR 1971: 76, Taf. 17, Fig. 3. – Rechts: *Paraglycerites antedentatus* EISENACK 1939, Holotypus. Baltisches Callovium-Geschiebe, ohne genauen Fundort. Nach EISENACK 1939: 167, Abb. 12. Orig. im Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Tübingen, Belege zu EISENACK 1935 und 1936, Nr. J 41, Kat.-Nr. 1466. Maßstab wie 2.
- 4: *Paraglycerites necans* EISENACK 1939. Holotypus. Baltisches Callovium-Geschiebe, ohne genauen Fundort. Nach EISENACK 1939: 167, Abb. 10a–b. Orig. im Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Tübingen, Belege zu EISENACK 1935 und 1936, Nr. J 41, Kat.-Nr. 1466. Maßstab 1 mm.
- 5–11: Durchschnittliche Ausbeute an Fanghähkchen und Scolecodonten einer 2kg-Probe. Unterer Toarcium, Bifrons-Zone, *fibulatum*-Subzone, Tonmergelstein ca. 17 m über dem Oberen Stein, Chalzac am Truc de Balduc bei Mende, Dept. Lozère, Südfrankreich. Leg. W. RIEGRAF 1977. – 5–8: *Striatuncus* sp. – 9–10: Fragmente von *?Paraglycerites antedentatus* EISENACK 1939. – 11: *Paranereites balticus* EISENACK, 1939; ?Scolecodont, von KOZUR (1970: 39) als möglicher Cephalopodenfanghaken diskutiert. SMNS Nr. 24977. Maßstab 1 mm.

*dica* (FISCHER) gestellten Fanghökchen aus dem Perm Grönlands – vom Typ *Acanthuncus* KULICKI & SZANIAWSKI bzw. *Arites* KOZUR – und ebenso aus dem Oberkarbon von Illinois (JOHNSON & RICHARDSON 1968) schreibt man heute Vertretern der Ordnung Phragmoteuthida zu (*Jeletzkya* JOHNSON & RICHARDSON 1968; *Permoteuthis* ROSENKRANTZ 1946). Biologisch wenig wahrscheinlich, aber nicht widerlegt ist bisher die Möglichkeit, daß auch mesozoische Ammoniten Fanghökchen gehabt haben könnten.

Viele kleine mesozoische Cephalopodenfanghökchen sind – vor allem bei fragmentarischer Erhaltung – kaum sicher zuzuordnen.



Die hier vorgestellten Fanghähkchen vom Typ *Paraglycerites* EISENACK 1939 wurden lange als Scolecodonten (Wurmkieferteile) eines „besonderen Typs“ angesehen (EISENACK 1939; KOZUR 1970; 1971; HOWELL 1962: W152, W154). Dies gilt auch für *Paranereites* EISENACK 1939.

Bei der triadisch-jurassischen Gattung *Paranereites* – in HOWELL (1962: W152) fälschlich ins Silur gestellt – ist bis jetzt unklar, ob es sich um Cephalopodenfanghähkchen oder um Scolecodonten handelt. Für die erstere Annahme sprechen die eigentümliche Morphologie und das häufige Vorkommen zusammen mit Cephalopoden-Fanghähkchen im Schwäbischen Jura, in dem ansonsten eindeutige Scolecodonten stets große Raritäten sind (eigene Beobachtungen; seltene Ausnahme in RIEGRAF 1985: 90, Taf. 1, Fig. 1). Beispiele für das Zusammenvorkommen von *Paranereites* und *Paraglycerites* sind Proben aus dem südwestdeutschen und südfranzösischen Oberen Pliensbachium und Unteren Toarcium (Abb. 7/5–11; Abb. 8/1–13), dem südwestdeutschen Bajocium (Abb. 10/7–8) und dem westfälischen Campanium (RIEGRAF 1995b, Abb. 21.1–21.4; 22.1). Im Gegensatz dazu fehlt *Paranereites* im Fundgut von Bebenhausen.

Neben *Paraglycerites* kommen im Pliensbachium und Toarcium (nicht jedoch bei Bebenhausen) weitere Typen von Fanghähkchen vor. *Striatuncus* wirkt im Vergleich sehr massig und groß (Abb. 7/5–8; Abb. 8/12–13; Abb. 9/1–8). *Paraglycerites* bleibt mit 0,5–2 mm Länge dagegen relativ klein und zierlich (ausgenommen Abb. 5/24–25). *Striatuncus* besitzt außerdem eine kleine Nebenspitze, die systematische Zugehörigkeit dieses Typs ist unsicher.

Ein einzelnes Hähkchen aus dem Oberen Pliensbachium (Abb. 8/6) zeigt eine schwache Längsstreifung. Es ist vermutlich nicht belemniten Ursprungs.

Ein weiterer Typ ist *Acanthuncus* KULICKI & SZANIAWSKI [= *Arcuncus* KULICKI & SZANIAWSKI] (Abb. 8/6; Abb. 9/6). Ein Vergleich mit diesem merkmalsarmen Typ erscheint überflüssig.

Im Unteren Jura gibt es zudem bisher noch unbeschriebene Cephalopodenfanghähkchen: seltsame, aus unregelmäßigen, zierlichen Längswülsten zusammengesetzte ?Fanghähkchen aus dem Oberen Pliensbachium von Südfrankreich (Abb. 8/1–2) wurden ebenso in der *fibulatum*-Subzone des Unteren Toarcium in Südwestdeutschland gefunden. Auf den ersten Blick wirken sie wie inkohlte, gebogene Holzreste. Ihre Form ist jedoch in allen beobachteten Fällen so konstant, daß es sich hier um einen neuen Typ von plumpen, kurzen, stark gekrümmten Fanghähkchen handeln muß. Dasselbe gilt für andere, durch diagonale Falten gegliederte Fanghähkchen (Abb. 8/5–6).

Weitere neue Typen beschrieb BRUUN CHRISTENSEN (1995a; 1995b) als *Proximaluncus* und *Statoiluncus* aus dem Mittleren bis Oberen Jura der Nordsee.

Die Zuordnung der Funde von Bebenhausen zu Belemniten erfolgte aufgrund entsprechender Funde, die im Verband mit zerfallenen oder vollständigen Belemnittierien im höheren Lias gemacht worden sind. Hierauf wird nachstehend eingegangen.

*Paraglycerites* EISENACK (kleine Armhähkchen) wurde im Verband mit *Onychites* QUENSTEDT (große Tentakelhaken) und Belemnitenrostren der Art *Passaloteuthis laevigata* (v. ZIETEN 1831) („*bisulcata*“) und *Acrocoelites trisulcatus* (SIMPSON 1855) („*raui*“) im Unteren Toarcium der Umgegend von Holzmaden (Baden-Württemberg) gefunden (REITNER & URLICH 1983 und SMNS Nr. 26273–26274, 26340–26344;

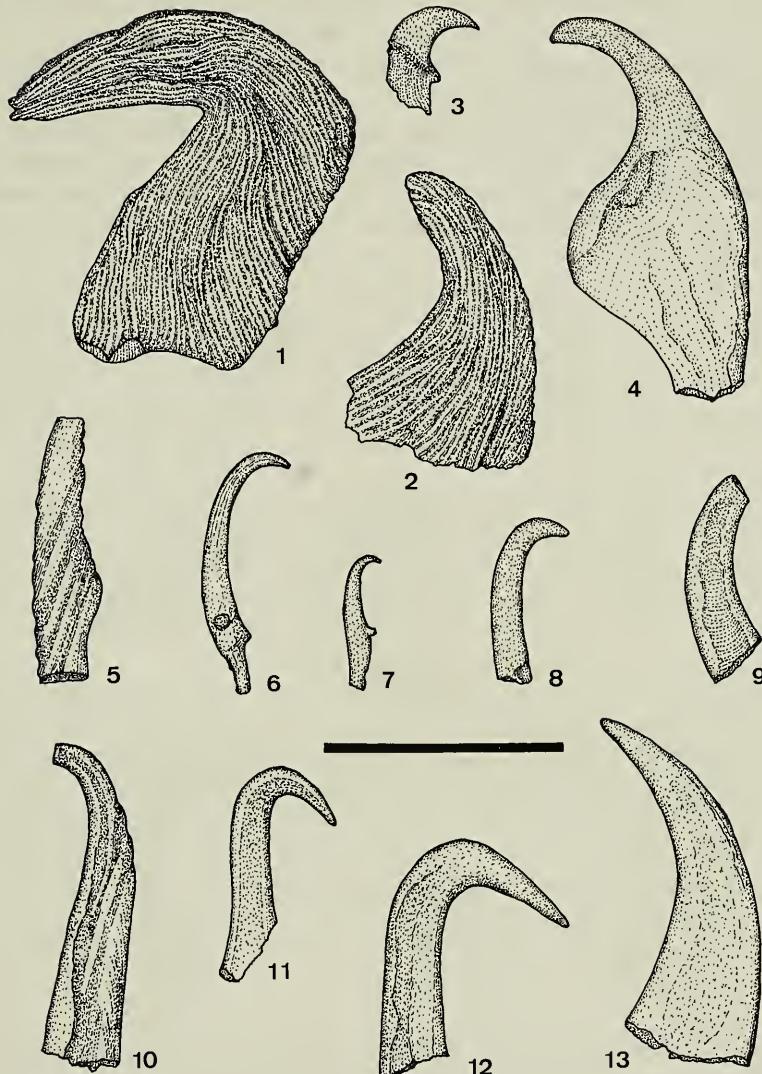


Abb. 8. Durchschnittliche Ausbeute an Fanghökchen und Scolecodonten aus zwei Schlämmproben mit je 2kg. Südseite des Truc de Balduc bei Mende, Dept. Lozère, Südfrankreich. Leg. W. RIEGRAF 1977.

1-6: Oberes Pliensbachium, Spinatum-Zone, *hawskerense*-Subzone, 20 cm unter der Basis der bituminösen Mergelschiefer des Unteren Toarcium (Probe TdB 4). – 1-2: Verhältnismäßig großer, mit unregelmäßigen Längsfalten überzogener Fanghaken oder Scolecodont. – 3-4: unskulptierte Scolecodonten. – 5-6: Cephalopodenfanghökchen. SMNS Nr. 24978.

7-13: Cephalopodenfanghökchen. Unteres Toarcium, Falciferum-Zone, *exaratum*-Subzone, 10 cm über der Basis der bituminösen Mergelschiefer des Unteren Toarcium (Probe TdB 2). – 7-8, 10-12: *Paraglycerites necans* EISENACK 1939. – 9, 13: *Striatuncus* sp. SMNS Nr. 24479.

RIEGRAF & HAUFF 1983: Abb. 1a–b; RIEGRAF, WERNER & LÖRCHER 1984: Taf. 9, Fig. 1; HAUFF 1985). *Onychites* fehlt im Fundgut von Bebenhausen.

Andere Funde von *Paraglycerites* aus dem Unteren Toarcium, mutmaßlich von der Gattung *Acrococelites* LISSAJOUS, fast 10 mm lang, scheinen auf den ersten Blick keine Nebenspitze zu haben. Eigene Beobachtungen an solchen isolierten Fanghähkchen aus der Bifrons-Zone von Aselfingen/Wutach haben jedoch gezeigt, daß eine Nebenspitze vorhanden ist, die allerdings ziemlich schwach, stumpf und kurz ist. Aufgrund dieser Form wird sie nicht wie bei anderen Hähkchen nach innen geknickt. Deshalb ist sie nur vereinzelt bei guter Erhaltung zu erkennen.

Wichtig für die Deutung von *Paraglycerites* ist vor allem das Vorkommen im Zusammenhang mit Weichteilbelemniten, wie sie von REITNER & URLICH (1983) aus dem Posidonienschiefen beschrieben und abgebildet wurden. Bei der mechanischen Präparation dieser Funde gingen diese Nebenspitzen meist verloren oder blieben im Gestein verborgen, sofern sie nicht schon durch die starke Kompaktion unkenntlich wurden. Daher meinten REITNER & URLICH (1983), ein Teil der Hähkchen habe keine Nebenspitze („Typ 1“).

Die Funde des Fanghähkchentyps *Paraglycerites* im Verband mit Weichteil-Belemniten sprechen für eine Zuordnung zu Belemniten. Diese Annahme wird dadurch erhärtet, daß im westfälischen Campanium *Paraglycerites*-Hähkchen stets und ausschließlich von Belemnitenrosten der Gattungen *Belemnitella* D'ORBIGNY und *Gonioteuthis* DEFRENCE in DE BLAINVILLE begleitet sind; andere hähkentragende Coleoideen kennt man aus dem Campanium weltweit bisher nicht.

Es erhebt sich nun noch die Frage, ob man aus der Größe der Hähkchen Rückschlüsse auf die zugehörigen Belemnitenrosten ziehen kann. Bei den hier vorliegenden Fanghähkchen schwankt die Länge zwischen 0,1 und 2 mm. Die etwa 0,5–2 mm langen Belemnitenfanghähkchen aus flyschähnlichen Tonmergelsteinen des Oberen Campanium Westfalens (Abb. 6/8–14) finden sich zusammen mit Belemnitenrosten von 50–120 mm Länge. Das etwa 10 cm lange *Passaloteuthis*-Rostrum in RIEGRAF & HAUFF (1983: Abb. 1a) besitzt 2–4 mm lange *Paraglycerites*-Hähkchen. Demnach hätte man bei den Bebenhäuser Funden Belemnitenrosten von etwa 2–5 cm Länge finden müssen, falls sich die Hähkchenlänge propor-

Abb. 9. *Striatuncus cretaceus* (ENGESER & SUTHOF 1993) aus der Oberen Kreide zum Vergleich mit jurassischen Funden. S = feine Längsstreifung (namengebende „Striac“). 1–2: Turonium, tonige Schreibkreidefazies (aus einem großen Gehäuse von *Pachydiscus peramplus* (MANTELL), Zementsteinbruch Misburg bei Hannover, Niedersachsen. SMNS Nr. 24980.

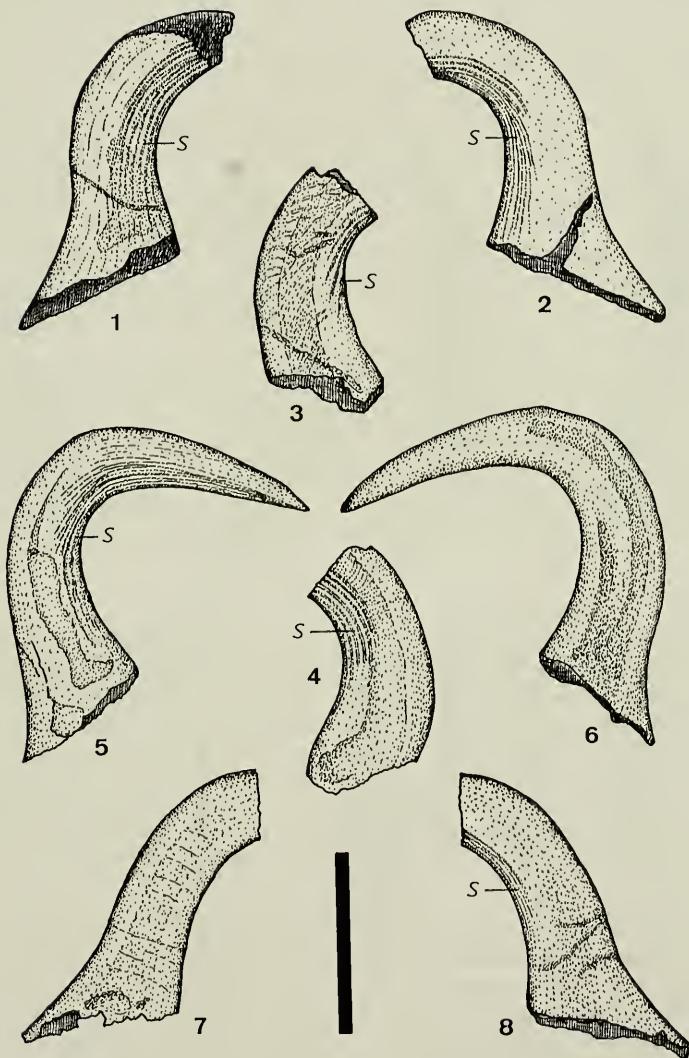
3–4: Unteres Campanium, *quadrata*-Zone, turbiditischer Tonmergelstein der Altenberger Schichten (Probe Münster 499). Ausschachtung Kreuzung Gartenstraße/Cheruskerkiring, Innenstadt von Münster/Westfalen. Leg. W. RIEGRAF 1995. SMNS Nr. 24981.

5–6: Oberes Campanium, *mucronata*-Zone, Grenze turbiditischer Tonmergelstein/Deelbank, untere Beckumer Schichten. Neuer Steinbruch der Firma Bosenberg Zement östlich Ahlen-Vorhelm, Krs. Warendorf, Westfalen (Profil in RIEGRAF 1995b: 151, Abb. 12). Leg. W. RIEGRAF 1990. SMNS Nr. 24982.

7–8: Oberes Campanium, *mucronata*-Zone, Klipperbank, obere Beckumer Schichten, über Probe Nr. BOS. 527 im Profil von RIEGRAF (1995b: 151, Abb. 12). Neuer Steinbruch der Firma Bosenberg Zement östlich Ahlen-Vorhelm, Krs. Warendorf, Westfalen. Leg. W. RIEGRAF 1987. SMNS Nr. 24983.

tional zur Länge des Rostrums verhielte. Diese Länge besitzen die Rostren aus dem tieferen Hettangium von Nürtingen.

Die stratigraphische Reichweite von *Paraglycerites* EISENACK erweitert sich durch die hier beschriebenen Funde auf Hettangium bis Campanium; aus der Trias ist dieser Häkchentyp bis jetzt in der Literatur nicht abgebildet. *Striatuncus* ENGESER tritt vom Unteren Toarcium (ENGESER 1988) bis zum Oberen Maastrichtium (Unteres Paläozän?) auf (KULICKI & SZANIAWSKI 1972: Taf. 16, Fig. 2a–b, als „?Falcuncus“ sp. B).



## 2.8. Sexuadimorphismus bei Cephalopodenfanghähkchen?

Der Gedanke, daß sich Sexuadimorphismus in der Hähkchenbewaffnung von Coleoiden zeigen könnte, geht ausschließlich auf einen nichtöffentlichen Seminarvortrag des Verfassers vorliegender Arbeit an der Universität Tübingen um 1980 zurück. Ursprünglich bezog sich diese Vorstellung darauf, daß bei Belemniten Männchen große Fanghaken der Gattung *Onychites* QUENSTEDT auf einem Armpaar trügen, die Weibchen nicht. Beim Studium der einschlägigen Literatur über rezente Teuthiden (CHUN 1906; 1910; 1915; NAEF 1921–1923; 1928; PFEFFER 1908; THIELE 1935) stellte sich dies jedoch als eine völlig unbegründete These heraus und wurde daher rasch verworfen (RIEGRAF & HAUFF 1983: 471) unter Angabe der Gründe (S. 469, 471). Diese Textstelle fand jedoch bei manchen Autoren keine Beachtung.

Bei dem genannten Vortrag anwesend, übernahmen REITNER & ENGESER (1981a: 451) die Hypothese ohne Nachprüfung und ohne Angabe der Quelle. Dadurch ging die Hypothese in die Literatur ein. In der Beschreibung einer *Belemnothentis* (*B. leichi*) nennt REITNER (1986: 19) als Begründung für einen angeblichen „Sexual-(Hähkchen-)dimorphismus“ bei Belemniten die Arbeit von RIEGRAF & HAUFF (1983), die genau das Gegenteil belegt. Bis heute haben ENGESER und REITNER in ihren zahlreichen Coleoidenarbeiten keinen Hinweis dafür geliefert, daß sich der Sexuadimorphismus bei Coleoideen in unterschiedlichen Hähkchen beim jeweiligen Geschlecht äußern könnte. Daher muß diese Ansicht aufgrund gegenteiliger Rezembefunde weiterhin als unbegründet verworfen werden.

Die Hectocotylisierung (Hectocotylus = Geschlechtsarm) eines Fangarmes bei Männchen lebender Coleoiden erfolgt in der Regel am linken oder rechten 3. Arm, seltener bei zwei Dorsal- oder zwei Ventralarmen (CHUN 1906; THIELE 1935). Tentakeln und Tentakelhaken werden aber von diesem Sexuadimorphismus nicht betroffen! Der einzige nennenswerte äußere Geschlechtsunterschied, den man bei lebenden Tieren ohne Fanghähkchenbewaffnung beobachtet, sind also 1–2 abgewandelte

Abb. 10. *Onychites* und *Paraglycerites*.

1–4: *Onychites runcinatus* QUENSTEDT, 1856. Tentakelhaken eines Belemniten. Unteres Toarcium, Bifrons-Zone, *fibulatum*-Subzone, Wilder Schiefer, Schwarzjura & III.

– 1: Basis der Bifrons-Zone, *fibulatum*-Subzone, neuer Steinbruch des Zementwerkes R. Rohrbach, Dotternhausen, Zollernalbkreis. WR 1920. SMNS Nr. 24984. –

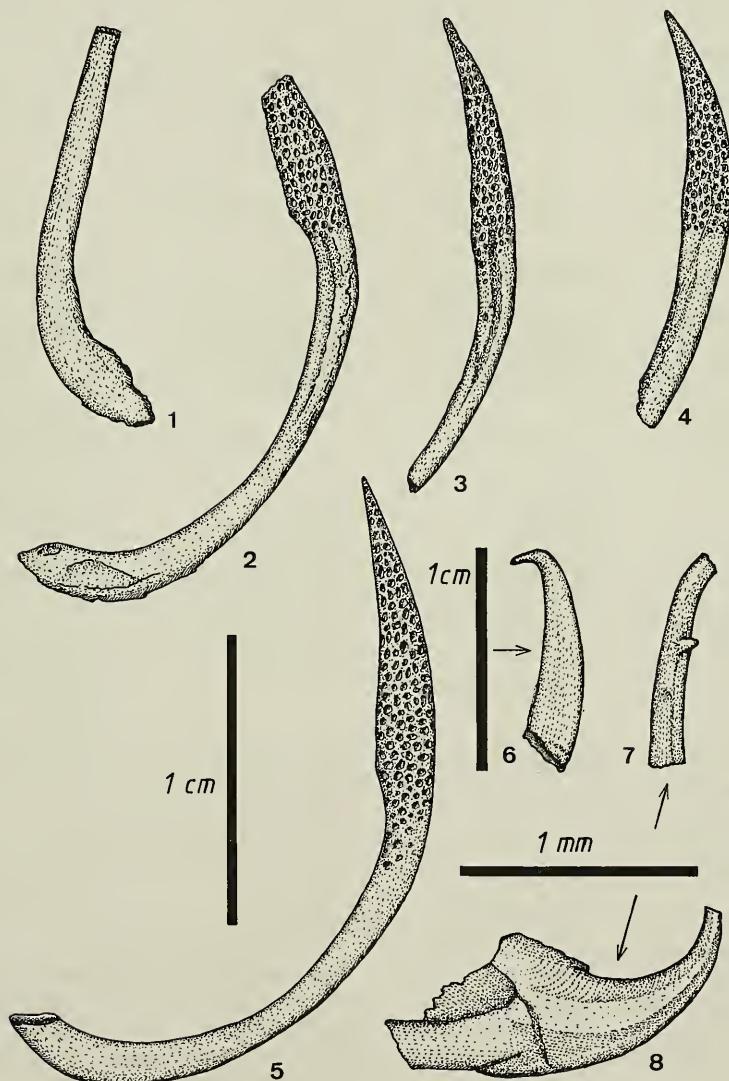
2: Exemplar mit Basis, aber abgebrochener Spitze. Aalen-Wasseralfingen. Leg. G. WERNER. WR 3549a. SMNS Nr. 24985. – 3: Stück ohne Basis. Aalen-Wasseralfingen. Leg. G. WERNER. WR 3549b. SMNS Nr. 24986. – 4: Unteres Toarcium, Bifrons-Zone, obere *fibulatum*-Subzone, dunkelgrauer, schwach bituminöser Tonmergelstein (Probe AS 26). Aubach nördlich Aselfingen/Wutach. Leg. W. RIEGRAF 1981. SMNS Nr. 24987.

5: Rekonstruktion eines vollständigen Exemplars aus den 1–4 abgebildeten Funden.

6: Größtes, dem Verfasser bekanntes Exemplar von *?Paraglycerites* sp., nach dem Vergleich mit REITNER & URLICH (1983: 451–453, Abb. 1–3) zu einem etwa 14–16 cm langen *Acrocoelites*-Rostrum gehörend, wobei die Hähkchen jeweils um 10 mm lang sind. Unteres Toarcium, Bifrons-Zone, obere *fibulatum*-Subzone, dunkelgrauer Tonmergelstein (Probe TdB 23/24). Chalzac am Truc de Balduc bei Mende, Dept. Lozère, Südfrankreich. Leg. W. RIEGRAF 1977. SMNS Nr. 24988.

7–8: Oberes Bajocium, Parkinsoni-Zone, oberster Hamiton, 10 cm unter der Basis des Parkinsoni-Ooliths (Probe Rt. 81); NW-Seite der Achalm in Reutlingen. Leg. W. RIEGRAF 1980. – 7: *Paraglycerites antedentatus* EISENACK 1939. – 8: *Paranereites balticus* EISENACK 1939, Scolecodont. SMNS Nr. 24989.

Arme, die zwei Reihen etwas vergrößerter, aber auch nur stiftförmiger Saugnäpfe tragen, die median durch eine Furche zur Spermienaufnahme getrennt sind (*Argonauta* mit ihren Zwergmännchen und *Spirula* mit ihren seltsamen Hectocotyli sind hier ausgenommen). Diese Merkmale dürften sich bei fossilen Coleoïden selbst bei vorzüglicher Erhaltung der Weichteilsubstanz und der Körperumrisse, wie sie z. B. aus dem Callovium von La Voulte-sur-Rhône und den Solnhofener Plattenkalken des bayerischen Untertithonium vorliegen, nicht überliefern. Bisher kennt man daher weder eindeutig identifizierte Saugnäpfe noch irgendwelche Weichteilumrisse, die sich als Hectocotylus (Hectocotyli) eines Männchens deuten ließen, sofern es eine solche Differenzierung im Mesozoikum überhaupt gab.



### 3. Bisher bekannte Coleoidea aus Rhaetium, Hettangium und Untersinemurium

Vor allem aus Nord- und Südwestdeutschland, Frankreich, England und den Alpen wurden in der Vergangenheit eine Reihe von Coleoidenfunden einer Gattung oder Art zugeordnet oder wenigstens in offener Nomenklatur geführt. Die meisten dieser Bestimmungen sind revisionsbedürftig und lassen sich nach den heutigen Erkenntnissen keiner fossilen Dibranchiatengruppe mit ausreichender Sicherheit zuordnen. Jeder einzelne dieser Funde erscheint daher im Grunde bedeutungslos. Die erstaunlich hohe Gesamtzahl solcher Entdeckungen deutet allerdings auf bedeutsame, entwicklungsähnliche Neuschöpfungen in der Coleoideenfauna zwischen Norium und Oberem Sinemurium, ohne daß ihre Evolution fossil ausreichend dokumentiert ist (Fundlücken und unzureichende Erhaltung: fehlendes Proostracum/ Gladius oder Rostrum). Diese Tatsache täuscht daher ein scheinbar plötzliches Auftauchen der Teuthiden-Belemniten, Belemnnotheutiden und Phragmoteuthiden über der Trias-Jura-Grenze außerhalb des alpin-mediterranen Raumes vor.

Folgende Auflistung enthält auch Funde, deren Zugehörigkeit zu den Coleoiden fraglich ist oder sich später sogar als falsch erwiesen hat.

#### 3.1. Oberes Norium und Rhaetium

Bezeichnet als	Fundschicht	Fundort	Autor/Jahr
a) <i>Prographularia triadica</i> (FRECH); und <i>Astro-teuthis kuebnei</i> JELETZKY & ZAPFE	Rhaetium, Zlambach-mergel	Fischerwiese bei Bad Aussee, Österreich	JELETZKY & ZAPFE 1967: 86, Taf. 1, Fig. 1A-1H, 3; Taf. 2, Fig. 2A-D; Taf. 3, Fig. 1A-B, 2; Abb. 1
b) <i>Atractites alveolaris</i> QUENSTEDT	Zlambach-schichten (Flecken-mergel)	Kleiner Zlambachgraben bei Bad Aussee, Österreich	JELETZKY & ZAPFE 1967: 72; v. MOJSISOVICS 1902: 196, 342
c) <i>Belemnites infraliassicus</i> STOPPANI	Rhaetium, Zone der <i>Avicula contorta</i>	Lombardie, Oberitalien	STOPPANI 1860, Taf. 54, Fig. 9-10; JELETZKY & ZAPFE 1967: 72
d) <i>Belemnites infraliassicus</i> STOPPANI	Zone der <i>Avicula contora</i>	Brides-les-Bains und Meillerie	KILIAN 1903: 249
e) Belemniten-fragment	Zone der <i>Avicula contora</i>	Digne bei Castellane, Provence	E. HEBERT in HAUG 1903: 247
f) <i>Belemnites meriani</i> MAYER	Zone der <i>Avicula contora</i>	Vorarlberg und Schesaplana (Rätikon); „Grisons“ (= Graubünden)	MAYER 1864: 75; JELETZKY & ZAPFE 1967: 72

Bezeichnet als	Fundschicht	Fundort	Autor/Jahr
g) <i>Belemnites stoppanii</i> MAYER	„Kössener Sch.“, (Rhaetium), Zone der <i>Avicula contorta</i>	Balmelles bei Villefort, Dépt. Lozère, Südfrankreich	MAYER 1866: 358
h) <i>Loligosepia neidernachensis</i> REITNER	Oberes Norium, Kössener Schichten	Fluß Neidernach bei Griesen, Lahnewies-Neidernachmulde bei Garmisch-Partenkirchen	REITNER 1978: 206, Abb. 1, 3a-b
i) „ <i>Loligo</i> “	Rhaetium	Gola, Umgegend des Gardasees; Trentino, Südtirol	LEPSIUS 1878: 104, 116; BITTNER 1881: 319; CADROBBI 1940: 186
k) „ <i>Belo(Geo-?)teuthis</i> sp.“ [= Fischrest!]	Rhaetium, „Grey Marls beneath Bone-bed“	Watchet, Somerset, England	DAWKINS 1864: 406, 409; MARTIN 1865: 213
l) <i>Arites sibiricus</i> SASLAVSKAYA	?Untere Trias	nordöstliches Rußland	SASLAVSKAYA 1989
m) <i>Arites keuperianus</i> KOZUR; <i>Arites vulgaris</i> KOZUR	Muschelkalk, compressus-/ evolutus-Zone, Ob. Ceratitensch., und Unterkeuper	Apfelstädt-Ufer bei Wandersleben und Börung Buttstedt, Thüringen	KOZUR 1967: 856-857, Taf. 2, Fig. 9; Taf. 3, Fig. 16; KOZUR 1970: 39 Taf. 5, Fig. 8
n) „ <i>Paraglycerites</i> “ (wahrscheinlich Verwechslung mit <i>Arites</i> KOZUR)	Mittleres ?Rhaetium	Norddeutschland	KOZUR 1970: 39; KOZUR: 1971: 75
o) „ <i>Onychites</i> sp.“	Rhaetium, <i>contorta</i> -Zone, <i>contorta</i> -Sch.	NW-Deutschland (keine Fundorte angegeben)	WILL 1969: 107, 138, 192, 218, Abb. 41

### Anmerkungen:

a) *Prographularia triadica* (FRECH): in HAAS (1909: 158, Taf. 6, Fig. 2-3) als *Pachysceptron* nov. gen. und „*Aulacoceras*“ bezeichnet. Die früher vollständig in das Rhaetium gestellten Kössener Schichten und Zlambachmergel enthalten nach stratigraphischen Revisionen der jüngeren Vergangenheit obernorische Anteile (KRYSTYN, SCHÄFFER & SCHLAGER 1971: 619-620, Abb. 6; REITNER 1978): Frühere Altersangabe wie „Rhaetium“ schließen häufig Oberes Norium mit ein.

e) Dessen rhätische Natur wurde durch FABRE (1903: 249) und HAUG (1903: 249) in Frage gestellt. Er stammt mit großer Wahrscheinlichkeit eher aus dem Jura oder der Unteren Kreide, falls der Fundort richtig angegeben ist.

f) Es dürfte sich teils um karnisch-norische *Atractites*- oder *Orthoceras*-Reste handeln (RIEGRAF 1995a: 24), andererseits um *Nannobelus* aus dem Oberen Sinemurium (LISSAJOUS 1925: 109). In Graubünden kommen *Nannobelus*-Rostren in Glimmerschiefern des Sinemurium noch bestimmbar vor (eig. Beobachtung).

g) FABRE (1903: 249), HAUG (1903: 249) und LISSAJOUS (1925: 139) stellen den angeblich rhätischen Fund von Balmelles (oder Mas-de-Air), Dépt. Lozère, nach späteren stratigraphischen Revisionen des Fundgebiets in das Bajocium.

h) Der älteste bekannte Teuthide. Gestein (typischer schwach bituminöser Mergelschiefer mit *Eopsiloceras*) und Erhaltungszustand des Fundes bestätigten bei einer Überprüfung durch den Verfasser im Jahre 1979, daß der Fund aus den angegebenen Schichten stammt.

i) Bereits aus faziellen Gründen kein Dibranchiaten-, sondern ein Fisch- oder Pflanzenrest. ENGESER & PHILLIPS (1986: 262) und ENGESER (1988: 107) vermuteten unter dieser Bezeichnung trotzdem eine echte *Loligosepia*-Art, konnten jedoch den Typus nicht auffinden.

l-o) Schon aus faziellen Gründen dürfte ein Teil der Funde von KOZUR und WILL Scolecodonten sein. Ob dies für alle ihre triadischen Funde zutrifft, vor allem in vollmarinen Schichten, ist fraglich. Häufig lassen sich Scolecodonten und Cephalopodenfanghähkchen nicht sicher unterscheiden. Das inkohlte, ehemals horngesetzte Material zeigt bei beiden auch mikroskopisch keinen Unterschied. Daher sind Fanghähkchen-Funde der Gattung *Arites* KOZUR 1967 taxonomisch nicht sicher zuzuordnen.

### 3.2. Tieferes Hettangium (Planorbis- und Liasicus-Zone)

Bezeichnet als	Fundschicht	Fundort	Autor/Jahr
a) belemnitenähnlicher Phragmokon	Planorbis-Zone	Binton, Warwickshire, England	BRODIE 1869: 269
b) „belemnitisches Proostracum“	Planorbis-Zone	Bünde, Westfalen	HÖLDER 1973: 63–67, Abb. 10; Taf. 2, Fig. 7; Taf. 3, Fig. 8
c) „Phragmokon“	Planorbis-Zone	Bünde, Westfalen	HÖLDER 1973: 67
d) „flachgedrückter Dibranchiaten-Phragmokon“	Planorbis-Zone, Grenze <i>psilonotum</i> -/ <i>johnstoni</i> -Subzone	Ziegelei Hagemann, Oldentrup bei Bielefeld	DIEBEL 1941: 176, 186, Taf. 2, Fig. 6
e) „ <i>Atractites ex gr. convergens</i> Mojsisovics, großer Phragmokon“	Liasicus-Zone, <i>laqueolus</i> -Subzone, Grenze zur Angulata-Zone	Zgl. Engelke, 1 km W von Großdüingen, Blatt 3926 Bockenem, SE Hildesheim	HOFFMANN 1965: 695
f) „schlecht erhalten Coleoideen- phragmokon“	Liasicus-Zone	Bohrung Drawehn I, Blatt 2932 Breese	HOFFMANN 1965: 696
g) „Sammlungsexemplare von Belemniten“	?Psilonoten-schichten	Blatt Rinteln	DIEBEL 1941: 176
h) Belemnitenfanghähkchen ( <i>Paraglycerites</i> )	Planorbis-Zone, <i>psilonotum</i> -Subzone	Bebenhausen, Württemberg	vorliegende Arbeit
i) „?Phragmoteuthis“-Phragmokon	Planorbis-Zone, <i>psilonotum</i> -Subzone	Bebenhausen, Württemberg	RIEGRAF 1982: 92, Abb. 1a, 2a

Bezeichnet als	Fundschicht	Fundort	Autor/Jahr
k) <i>Schwegleria feifeli</i> (SCHWEGLER), <i>S. praecox</i> (SCHWEGLER), <i>S. psilonotii</i> (SCHWEGLER)	Psilonotentone, Liasicus-Zone <i>hagenowi</i> -Subzone	Steinenberg bei Nürtingen, Württemberg	SCHWEGLER 1939: 200ff.; 1949: 301; 1960: 71, Abb. 2; SCHLOZ 1972: 150; RIEGRAF 1995a: 41
l) „Belemniten-rostren“	Psilonotenbank, Planorbis-Zone ?johnstoni-Subzone	östlicher Schurwald, Württemberg	PFEFFER 1942: 83; SCHLOZ 1972: 150
m) <i>Paraglycerites</i>	„Lias“ (Psilonoten-schichten)	Gr. Seeberg bei Gotha, Thüringen	KOZUR 1970, Taf. 5, Fig. 10 KOZUR 1971, Taf. 17, Fig. 1

#### Anmerkungen:

b-c) Der vorzüglich erhaltene Gladius von der Autobahnbaustelle SE Bünde/Westfalen oder aus der Tongrube Südlengern entspricht bekannten Proostraca von jurassischen Belemniten oder einer *Belemnotheutis* (= *Acanthoteuthis*). Leider sind bei diesem Haldenfund Phragmokonspitze und eventuell vorhandenes Rostrum abgebrochen. Aufgrund eines „flach-gepreßten Ammoniten mit etwas geschwungenen Rippen“ von derselben Fundstelle, als *Schlotheimia* interpretiert und der „Angulata-Zone“ zugeordnet. Viel wahrscheinlicher handelt es sich um ein *Psiloceras* (*Curviceras*) sp. (tieferes Hettangium, Liasicus-Zone). Dies entspräche etwa dem Papierschieferhorizont C<sub>2</sub> der Ziegelei Held am Doberg bei Bünde, den DIEBEL (1941: 165, 167) beschrieb. HÖLDERS Funde würden damit altersgleich zu denen von DIEBEL (1941) und HOFFMANN (1965) sein. Eine letzte Gewißheit dafür gibt es allerdings nicht.

d) Der eindeutige, leider schlecht erhaltene Coleoidenphragmokon aus dem Oberen Fossilhorizont über dem Papierschiefer gehört zu einem Belemniten, *Phragmoteuthis* oder *Atractites*.

e) Mit 52 mm Länge und einem Öffnungswinkel von 23–24° vielleicht zu voreilig als „*Atractites*“ bestimmt (JELETZKY in HOFFMANN 1965: 696). Aufgrund der wenigen Merkmale möglicherweise ebenso der Phragmokon eines Belemniten oder einer *Phragmoteuthis*.

i) Unzureichende Erhaltung und der diagnostisch wenig brauchbare Öffnungswinkel erlauben keine sichere Zuordnung zu *Phragmoteuthis*, Belemniten oder *Atractites*.

k) Diese echten Belemnitenrostren, zuerst in HENNIG (1923: 156) erwähnt, wurden durch SCHWEGLER drei Arten zugewiesen (1962: 6–10, Abb. 5–7). RIEGRAF (1980: 141) stellte sie in seine neue Gattung *Schwegleria*. SCHLEGELMILCH (1996) untersuchte sie erneut.

### 3.3. Höheres Hettangium (Angulata-Zone)

Bezeichnet als	Fundschicht	Fundort	Autor/Jahr
a) <i>Belemnites praematurus</i> TATE	Angulata-Zone	Insel Magee, County Antrim, Irland	TATE 1869: 166–167, Textabb.; LISSAJOUS 1925: 123; SCHLEGELMILCH 1996
b) <i>Belemnites infundibulum</i> PHILLIPS; zwei große, runde Phragmokone bis zu 1 Zoll Durchmesser	Angulata-Zone	Redcar, Yorkshire, England	BLAKE 1876: 315, 327

Bezeichnet als	Fundschicht	Fundort	Autor/Jahr
c) <i>Belemnites acutus</i> MILLER und Belemnitenfragmente	Angulata-Zone, Schicht mit „ <i>Schlotheimia moreana</i> “	Côte-d'Or, Burgund, Frankreich	TERQUEM & PIETTE 1856: 140; MARTIN 1865
d) <i>Belemnites acutus</i> MILLER	Marne de Jamoigne und Grès de Luxembourg, Angulata-Zone	Hachy und Virton, Belgien	DEWALQUE 1858: 72; CHAPUIS & DEWALQUE 1854: 21
e) <i>Belemnites infraliasicus</i> STOPPANI(?)	Taviglianaz-Sandstein, ?Angulata-Zone	Thuner See, Berner Alpen, Schweiz	FISCHER-OOSTER 1870: 86
f) belemnitenartiger, kleiner, pyritisierter Phragmokon	Angulata-Zone Schichten mit <i>Schlotheimia germanica</i> LANGE	Oldentrup bei Bielefeld	RIEGRAF 1982: 92
g) „Belemnitenphragmokone“	„Vaihinger Nest“, Angulaten-sandstein, Angulata-Zone	Württemberg	ENGEL 1896: 139, 141, 143; 1908: 211, 213; HENNIG 1923: 156
h) „Belemnit“	Oolithenbank, Angulata-Zone	Frickenhofer Höhe bei Abtsgmünd W Aalen	ROSENKRANZ 1967: 25; SCHLOZ 1972: 150
i) ? <i>Nannobelus acutus</i> (MILLER), Phragmokone und Rostren	Kalksandsteinbank, ?Angulata-Zone	Aalen-Fachsenfeld	briefl. Mitt. G. WERNER 1979
k) 1 mm langer, pyritisierter Belemnitenphragmokon	nahe Oolithenbank, Grenze <i>Liasicus</i> -/Angulata-Zone	Gewand Wanne, Tübingen, Württemberg	vorliegende Arbeit: Anmerkung zu k)
l) unbestimmter ?Belemnit	Hettangium, Zone des <i>Psiloceras canadense</i> und <i>Charmasseiceras</i> sp.	westliches Kanada	FREBOLD 1967

## Anmerkungen:

- a) Nach der Zeichnung ein vermutlich echter Belemnit.
- b) Hat mit *Belemnites infundibulum* PHILLIPS (PHILLIPS 1866: 35, Taf. 1, Fig. 3) aus dem höheren Unter- und Obersinemurium Englands vielleicht nur den Namen gemeinsam.
- d) Aus angeblichen „*Psilonotentonen*“ angegeben. Das Fundniveau gehört jedoch zur Angulata-Zone des Oberen Hettangium (SCHWEGLER 1939: 201).
- e) Möglicherweise tatsächlich ein Belemnit.
- f) Slg. BUDWILL im Geologisch-Paläontologischen Institut und Museum der Universität Tübingen; IGPT Kat.-Nr. 1555/4. Nach seiner Morphologie ein Belemnitenphragmokon.

g–h) Fragliche, bisher unbestätigte Belemnitenfunde.

i) Das farbige Geländefoto eines tief ausgehöhlten Rostrums, eventuell ein echter Belemnit aus einer muschelführenden Kalksandsteinbank von Aalen-Fachsenfeld, wurde dem Verfasser 1979 von G. WERNER (Aalen-Dewangen) freundlicherweise überlassen. Der Verbleib zweier, 1979 von ihm ebenda gefundenen, isolierten Rostrenfragmente und von Phragmokonen aus demselben Horizont ist nicht bekannt.

k) Dieser zweifelsohne belemnitische Phragmokon aus einer Schlämmprobe des Verfassers (Probe Tübingen 2a) stammt aus einem Tonstein ca. 50 cm unter oder über der Oolithenbank eines Rohrgrabens im Gewann „Wanne“ in Tübingen. Er wies etwa 5–6 winzige Kammern, einen Öffnungswinkel um 20° auf und war als Fragment nicht länger als 1 mm, kleiner als die ihn begleitenden Nuklei von *?Schlotheimia* sp. Beim Zeichnen unter dem Mikroskop verlorengegangen.

### 3.4. Unteres Unter-Sinemurium (Bucklandi-Zone)

Bezeichnet als	Fundschicht	Fundort	Autor/Jahr
a) kleiner kegel-förmiger Belemnit = <i>Belemnites calcar</i> PHILLIPS	Schicht über Horizont mit <i>Ostrea liassica</i> Bucklandi-Zone	Weston bei Bath, England	PHILLIPS 1869: 239; PHILLIPS 1866: 38, Taf. 2, Fig. 5
b) <i>Belemnites acutus</i> MILLER und <i>Belemnites penicillatus</i> SOWERBY	„Lower Lias“	Antrim, Irland	PHILLIPS 1866: 38
c) <i>Phragmoteuthis</i> sp. cf. <i>Ph. montefiorei</i> BUCKMAN	Kupferfels, Bucklandi-Zone, <i>corybeari-</i> Subzone	Tübingen, Stadtteil Waldhausen, Württemberg	RIEGRAF 1982: 92, Textabb. 1b, 2b; Abb. 4 in vor- liegender Arbeit
d) Armkrone von <i>?Phragmoteuthis</i>	Sinemurium	Osteno, Lombardei	PINNA 1972
e) „Tentakelhaken eines Ammoniten“	„Arietenton“, Bucklandi- oder <i>?Semicostatum-</i> Zone	Stuttgart- Vaihingen, Württemberg	ISSLER 1908: 97; Taf. 7, Fig. 366
f) <i>Nannobelus acutus</i> (MILLER)	Top der Bucklandibank, Bucklandi-Zone	Bodelshausen bei Hechingen	vorliegende Arbeit: An- merkung zu f)
g) Belemniten- phragmokone	Unteres Sinemurium	Omolon-Massiv, Nordsibirien	SACHS & NALNJAeva 1970: 1975
h) Belemniten- phragmokone	Unteres Sinemurium	Westliches und Arktisches Kanada	FREBOLD 1967; FREBOLD & LITTLE 1962; JELETZKY 1967

#### Anmerkungen:

c) Der stumpfe Öffnungswinkel von etwa 40° und die Größe des Phragmokons aus dem tieferen Abschnitt des Kupferfelses (= Spiratissimumbank) deuten höchstwahrscheinlich auf *Phragmoteuthis* aus der Verwandtschaft der *P. montefiorei* (BUCKMAN 1880), weil bei Belemniti-

ten und liassischen *Atractites* solche großen Öffnungswinkel nicht bekannt und äußerst unwahrscheinlich sind.

d) Die vorzüglich erhaltene Armkrone lässt sich taxonomisch nicht sicher zuordnen, weil ihr Phragmokon, Rostrum und Poostracum fehlen.

e) Dieses Cephalopodenfanghähkchen aus einem nicht näher bezeichneten Niveau lässt sich aufgrund fehlender Merkmale keiner bestimmten Coleoidengruppe zuordnen.

f) Dieser unbestritten erste und häufigste Vertreter der echten Belemniten tritt im Schwäbischen Jura ziemlich selten erstmals im Bereich der tieferen Arietenkalke (Arietenpflaster) auf. Der Verfasser barg vor über 20 Jahren zwei sehr stumpf kegelförmige, relativ kurzscheidige, in grobspäten Calcit umgewandelte, horizontierte Exemplare (Slg. RIEGRAF, WR Nr. 504). In tieferen Horizonten ist dieser Belemnit nach bisheriger Kenntnis im Schwäbischen Jura nicht mit Sicherheit nachgewiesen.

h) Dabei handelt es sich wahrscheinlich um *Atractites*-Arten, deren Vorkommen im Unterjura der pazifischen Provinz viel wahrscheinlicher ist als das bisher nicht nachgewiesener echter Belemniten.

### 3.5. Oberes Untersinemurium (Semicostatum-Zone)

Ab hier finden sich Belemniten mit *Nannobelus acutus* (MILLER) (= *Belemnites brevis* DE BLAINVILLE 1825 pars; = *Belemnites baylei* MAYER-EYMAR 1883; = *Belemnites primus* QUENSTEDT 1848; = *Belemnites olifex* QUENSTEDT 1856; = ?*Belemnites oosteri* MAYER 1862) häufiger und regelmäßig, so in Großbritannien, Frankreich, Belgien, Luxemburg, Nord- und Süddeutschland, der Schweiz, Polen, Rumänien und Nordafrika (v. BÜLOW-TRUMMER 1920: 77–78; JOLY 1936: 43; MILLER 1826; PREDA 1970: 9ff.; RIEGRAF 1995a: 34–35).

DUMORTIER (1867: 109) sprach sogar von einer „Zone à *Belemnites acutus*“ im Sinemurium des Rhônegebiets. Lateral deutlicher komprimierte und langscheidigere Rostren aus der Semicostatum-Zone (schlanker als solche aus der Bucklandi-Zone) leiten zu späteren *Nannobelus*-Arten des Oberen Sinemurium über, so *N. liliputanus* (MAYER-EYMAR 1883) [= *N. „alveolatus“* (QUENSTEDT/WERNER) in lit.] oder *N. secundus* (QUENSTEDT 1848) [= *N. „engeli“* (WERNER) in lit.].

### 4. Zum Ursprung der Belemniten s. str.

Weiter oben sind die bisher bekannten Coleoideenfunde im Bereich Rhaetium/Hettangium aufgelistet. Die Evolution der Coleoideen in diesem Zeitbereich wird hier kurz zusammengefasst und aktualisiert.

Die Familie Aulacoceratidae STOLLEY ist im alpinen Obernorium und Rhaetium mit *Prographularia* FRECH und *Austroteuthis* JELETZKY & ZAPFE vertreten (DOYLE 1993: 230). Die Grenze zum Unterer Jura überschritt sie nicht mehr und ist im außeralpinen Bereich der mitteleuropäischen Trias bis jetzt unbekannt.

Die Familie Xiphoteuthididae NAEF überschritt mit der Gattung *Atractites* GÜMBEL (= *Xiphoteuthis* HUXLEY, = *Chitinoteuthis* MÜLLER-STOLL, = ?*Chitinobelus* K. FISCHER) im alpinen Raum die Trias/Jura-Grenze. Sie reicht im alpin-mediterranen Bereich vom Norium bis zum Toarcium mit Schwerpunkt im Pliensbachium und Toarcium. Zu Ende des Toarcium starb die ganze Ordnung der Aulacocerida STOLLEY weltweit aus. *Atractites*-Funde, angeblich jünger als Toarcium (z. B. in DREYFUSS 1957; DOYLE 1993: 229), gehen nach heutiger Kenntnis auf Verwechslungen mit Belemnitenphragmokonen zurück.

Im Unter-, vor allem im Mittel- und Oberlias ist *Atractites* im alpin-mediterranen Bereich mit vielen Arten verbreitet und häufig (Südspanien, Nordafrika, Süd-

schweiz, Tirol, Salzburger Alpen, Italien, Griechenland, Ungarn, Türkei, Kaukasus). Dabei erreichte die Gattung im Lias letztmalig beträchtliche Längen, die bei fast armdicken Rostren weit über einen Meter betragen haben dürften, Weichteile und Proostratum nicht mitgerechnet. Die meisten Arten wurden aus dem Pliensbachium und Toarcium beschrieben, aber nur wenige aus dem Hettangium und Sinemurium, z. B. *Atractites conspicillum* DI STEFANI 1887, aus dem Nordapennin (RIEGRAF 1995a: 23). Die Gattung drang aber vereinzelt und kurzzeitig in außeralpine Gebiete Chiles, Süd- und Ostfrankreichs, Südenglands und Südwestdeutschlands ein (Arten- und Gattungsübersicht in RIEGRAF 1995a).

Im deutschen Hettangium und Sinemurium sind daher einzelne, aus dem alpinen Raum verdriftete *Atractites*-Reste zu erwarten. Von den oben erwähnten nord- und süddeutschen Phragmokonen des Hettangium (DIEBEL 1941; HOFFMANN 1965; RIEGRAF 1982) könnten solche mit entsprechendem Öffnungswinkel zu mediterranen *Atractites*-Arten gehören. Eindeutige *Atractites* mit einem Alveolarwinkel (Öffnungswinkel des Phragmokons) von 5–12° befinden sich jedoch nicht darunter. Im Pliensbachium des epikontinentalen Lias findet sich *Atractites* kurzzeitig und verbreitet in Ost- und Südfrankreich, Südengland, SW-Deutschland (in Südwestdeutschland früher als „*Chitinoteuthis*“ bezeichnet).

Denkt man sich bei Aulacoceratidae oder Xiphoteuthididae den Phragmokon in der Länge gestaucht, so daß ein größerer Öffnungswinkel entsteht und die Kammerabstände verringert sind, und wandelt man das aragonitische Rostrum in ein calcitisches um, bekäme man einen Belemniten. Weitere, durchaus denkbare Voraussetzung wäre, daß sich das unterentwickelte Proostracum streckt und belemnitenartig wird.

Mit der Familie Loligosepiidae VAN REGTEREN-ALTENA, Gattung *Loligosepia* QUENSTEDT, taucht die große Gruppe jurassischer und kretazischer Teuthiden scheinbar ohne Vorläufer im Oberen Norium der Alpen auf (REITNER 1978). Bedingt durch Fundlücken liegen die nächsten Arten aus dieser Gattung erst im höheren Sinemurium Englands und Südwestdeutschlands vor (BUCKLAND 1837; REITNER & ENGESER 1981a; VOLTZ 1840). Jeder morphologische Hinweis auf eine Ableitung der Teuthiden von triadischen Vertretern der Aulacoceratidae, Xiphoteuthididae oder Belemnnotheutididae fehlt bisher. Für eine Ableitung der Belemniten (ab Hettangium) von obernorischen Teuthiden gibt es keine morphologischen Hinweise.

Die Familie Belemnnotheutididae v. ZITTEL (inkl. Phragmoteuthididae v. MOJSISOVICS) ist mit *Permoteuthis* ROSENKRANTZ 1946 und *?Jeletzkyia* JOHNSON & RICHARDSON 1968 bereits aus dem Perm Ostgrönlands und der USA bekannt (Diskussion in DOYLE et al. 1994: 7–8). Die Gattung *Phragmoteuthis* v. MOJSISOVICS beschrieb man aus dem Karnium der Alpen (BRONN 1859; v. MOJSISOVICS 1882), aus dem Sinemurium Südenglands (BUCKMAN 1880; CRICK 1902), Italiens (PINNA 1972) und aus dem Unteren Toarcium Südwestdeutschlands (QUENSTEDT 1849: 529, 550, 556, Taf. 36, Fig. 6–8, 14; RIEGRAF & REITNER 1979). Ein Teil oder alle der stumpfwinkligen Phragmokone mit mehr als 20–22° Öffnungswinkel aus dem deutschen Hettangium und Sinemurium sind vermutlich zu *Phragmoteuthis* zu rechnen. Ohne Reste des Gladius an solchen Phragmokonen läßt sich diese Gattung jedoch nicht sicher nachweisen.

Einige Vertreter der Belemnnotheutididae v. ZITTEL sind ab dem Toarcium, aber nicht früher, in Nord- und Süddeutschland durch die etwas besser bekannten und vollständiger überlieferten *Belemnnotheutis* (*Chitinobelus*) K. C. FISCHER 1981, *Belemnnotheutis* (*Chondroteuthis*) BODE 1933 und *Belemnnotheutis* (*Sueviteuthis*) REIT-

NER & ENGESER 1982 (revidiert durch RIEGRAF 1983) vertreten. Die Familie faßt als künstliche Sammelgruppe ziemlich heterogene, merkmalsarme, häufig nur fragmentarisch erhaltene Gattungen und Arten zusammen, die einen belemnitenähnlichen Phragmokon und ein mehr oder weniger belemnitenähnliches Proostracum sowie zehn gleichlange, häkchentragende Arme gemeinsam haben. Deshalb behandeln manche Autoren jede dieser oben genannten Untergattungen als selbständige Gattung oder schließen *Phragmoteuthis* v. Mojsisovics gar aus dieser Familie aus.

ERBEN (1964: L496, Fußnote) rechnet *Atractites breviconus* REIS 1907, *A. convergens* v. HAUER 1847, *A. conicus* v. Mojsisovics 1871, *A. ellipticus* v. Mojsisovics 1871, *A. giganteus* GEMMELLARO 1904, *A. meneghinii* SALOMON 1895 und *Zugmontites mojsisovici* REIS 1907 zur Ordnung Belemnitida GRAY (Belemniten s. str.). Sie stammen u. a. aus dem Wettersteinkalk (Oberes Anisium–Unteres Karnium), dem Marmolatakalk und der Grenzbitumenzone (Unteres Ladinium) der Alpinen Trias. *Eobelemnites caneyensis* FLOWER 1945, angeblich aus dem Karbon der USA, gilt heute unbestritten als mesozoischer Belemnitenphragmokon. Diese von ERBEN genannten, außerordentlich verschiedenen Arten mit cyrtochoanem Siphon gehörten nach JELETZKY (1966) zur Ordnung Aulacocerida (*Mojsisovicsteuthis* JELETZKY 1966; *Breviconoteuthis* RIEBER 1973), ausgenommen *Eobelemnites*. In der Grenzbitumenzone (Unteres Ladinium) und den Raibler Schichten (Oberes Karnium) kommen gleichzeitig Arten der Ordnung Phragmoteuthidida, Gattung *Phragmoteuthis* v. Mojsisovics, vor (SUÈSS 1865; RIEBER 1970; 1973; 1974). Ihre ebenfalls belemnitenähnlichen Phragmokone sind bei unzureichender Erhaltung kaum von denen der oben genannten Aulacocerida zu unterscheiden. *Breviconoteuthis* RIEBER wurde ursprünglich als Vertreter der Phragmoteuthidida eingestuft (RIEBER 1974). Die taxonomische Diskussion um diese genannten Funde ist noch lange nicht abgeschlossen; bedeutsame Änderungen in ihrer Systematik sind zu erwarten.

Die Belemniten s. str. (Ordnung Belemnitida GRAY 1849, Unterordnung Belemnitina v. ZITTEL 1895) erscheinen demnach erst mit der Familie Passaloteuthididae NAEF ab dem tieferen Hettangium als Gattung *Schwegleria* (DOYLE 1993: 231; DOYLE et al. 1994: 8; SCHLEGELMILCH 1996) und mit *Nannobelus acutus* (MILLER) im Unteren Sinemurium. Nach heutiger Kenntnis gehören die Fanghähkchen aus der basalen Psi-lonotenbank von Bebenhausen (*Paraglycerites*) zu den ältesten bekannten Resten der Belemnitina v. ZITTEL (Belemniten s. str.). Daher ist eine Ableitung der Belemniten von mittel- und obertriadischen *Phragmoteuthis*-Arten am wahrscheinlichsten.

Bei *Phragmoteuthis* müßte sich dazu ein Armpaar zusätzlich in Tentakeln umbilden, sich die Seitenplatten am Proostracum zu dorsalen Randstreifen reduzieren und das calcitische Rostrum erstmalig entwickelt werden. Belemnitenphragmokone können ohne Gladius, Fangarme und Rostrum in der Regel kaum von denen anderer Coleoidea mit ähnlichem Öffnungswinkel unterschieden werden. Hinzu kommt, daß Belemnitenphragmokone im Bereich der ersten 10 Kammern einen Alveolarwinkel von 32–36° aufweisen, der sich im Laufe der Ontogenie auf etwa 18–25° verringert. Der relativ hohe Anfangswert entspricht dem adulter *Phragmoteuthis* und darf als Hinweis auf *Phragmoteuthis* als den mutmaßlichen Vorfahren gewertet werden.

Die einfache Siphonalstruktur (JELETZKY in HOFFMANN 1965) genügt nicht zu einer Bestimmung – sie ist in den genannten Gruppen zu wenig verschieden oder identisch.

Welche weiteren Anhaltspunkte liefert uns die Ontogenie jurassischer Belemniten als Hinweis auf deren Ursprung? Wenig: der Phragmokon mit Conothek ist ge-

meinsames Erbgut aller dibranchiaten Cephalopoden. Gladius und Fangarme sind bei zu wenigen Arten bekannt, als daß sie klare Hinweise auf eine Abstammung liefern. Die Embryonalkammer? Sie variiert nur wenig zwischen schüssel- oder napfförmig bei den Aulacoceratidae und blasenförmig bei Belemniten, Belemnotheutiden und ?Phragmoteuthiden. Sie könnte ein Hinweis auf eine nähere Verwandtschaft der zuletzt genannten Gruppen sein.

Als Konvergenz zum aragonitischen Rostrum bestimmter Aulacoceraten ist das belemnitische Rostrum, ebenfalls gelegentlich mit Gefäßindrücken, eine einzartige Neubildung der eigentlichen Belemniten und von keiner triadischen Coleoidengruppe bekannt. Zwar dürfte das erste (Embryonal-)Rostrum mancher oder aller Belemniten aragonitisch-organisch aufgebaut gewesen sein, wie seine sparitische Kristallstruktur an vorzüglich erhaltenen Funden belegt [*Hibolithes semisulcatus* (v. MÜNSTER), Oxfordium, Lochengebiet bei Balingen, eig. Beob.]. Bei BANDEL et al. (1984) wird auf diesen Umstand nicht eingegangen. Deren „Primordialrostrum“ dürfte zur Conothek gehören (BANDEL et al. 1984: 288, Abb. 22). Doch bereits im folgenden Wachstumsstadium wird das Rostrum sogleich in Form von Calcit abgeschieden.

**Fazit:** Eine Entscheidung über den Ursprung der Belemniten ist trotz zahlreicher Einzelfunde zwischen Norium und Unterem Sinemurium (siehe oben) anhand der Reihenfolge ihres stratigraphischen Erscheinens und der stratigraphischen Reichweite weiterhin äußerst problematisch. Im Bereich Rhaetium/Hettangium ist die Funddichte von Coleoidea im alpinen und epikontinentalen Raum im Vergleich zum alpinen Ladinium–Norium und epikontinentalen Sinemurium und Untertoarcium viel zu gering: Es fehlt an Fossil Lagerstätten mit außergewöhnlich gut erhaltenen Coleoideenfunden, wie man sie in der Grenzbitumenzone des Tessin (Unteres Ladinium), den obernördisch-rhätischen Zlambachmergeln (Nordalpen), dem Obersinemurium von Dorset, dem Unterem Toarcium Englands, Frankreichs und Deutschlands, dem englischen Oxford Clay (Callovium-Oxfordium) und den Nusplinger und Solnhofener Plattenkalken des Oberen Kimmeridgium und Unterem Tithonium in Süddeutschland kennt.

Der Ursprung der Ordnung Belemnitida GRAY lag vermutlich in der Oberen Alpinen Trias: Aus paläogeographisch-faunistischen Gründen dürften ihre bisher unbekannten Vorläufer zusammen mit den ersten Vertretern der ebenfalls alpinen Ammonitengattung *Psiloceras*, im Hettangium aus der Tethys nach Südwestdeutschland eingewandert sein. Im Zuge der Unterjura-Transgression stellten sich hier zunehmend marine Verhältnisse ein, die die Ausbreitung von Coleoideen begünstigten.

Die hier beschriebenen Belemnitenfanghähkchen aus dem basalen Hettangium von Tübingen–Bebenhausen erhärten zusätzlich die stratigraphische Einstufung bisher bekannter Hettangium-Belemniten (SCHLEGELMILCH 1996) und legen den Ursprung der Belemniten weiter zurück, d. h. in das Norium oder Rhaetium.

## 5. Literatur

- BANDEL, K., ENGESER, T. & REITNER, J. (1984): Die Embryonalentwicklung von *Hibolithes* (Belemnitida, Cephalopoda). – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., 167: 275–303, 29 Abb.; Stuttgart.
- BITTNER, A. (1881): Über die geologischen Aufnahmen in Judicarien und Val Sabbia. – Jb. kais. k. geol. Reichsanst. Wien, 31: 219–370; Wien.
- BLAINVILLE, H. M. DUCROTAY DE (1825): Mémoire sur les Bélemnites, considérées zoologiquement et géologiquement. 136 S., 5 Taf.; Paris & Strasbourg (F. G. Levraut). – [Nachweislich bereits 1825, nicht erst 1827 erschienen]

- BLAKE, H. F. (1876): Class Cephalopoda. – In: TATE, R. & BLAKE, J. F.: The Yorkshire Lias: 261–330, Taf. 2–8; London (J. van Voorst).
- BLOOS, G. (1976): Untersuchungen über Bau und Entstehung der feinkörnigen Sandsteine des Schwarzen Jura α (Hettangium u. tiefstes Sinemurium) im schwäbischen Sedimentationsbereich. – Arb. Inst. Geol. u. Paläont. Univ. Stuttgart, n. F., 71: 1–269, 60 + XI Abb., 27 Taf.; Stuttgart.
- BODE, A. (1933): *Chondroteuthis wunnenbergi* n. gen. n. sp., eine neue Belemnoidenform, in günstiger Erhaltung. – Jber. niedersächs. geol. Ver., 25: 33–66, 3 Taf.; Hannover.
- BÖTTCHER, R. (1989): Über die Nahrung eines *Leptopterygius* (Ichthyosauria, Reptilia) aus dem süddeutschen Posidonienschiefer (Unterer Jura) mit Bemerkungen über den Magen der Ichthyosaurier. – Stuttgarter Beitr. Naturkd., (B), 155: 1–19, 19 Abb.; Stuttgart.
- BRODIE, P. B. (1869): The oldest British belemnite. – Geol. Mag. (1), 6: 239–240; London.
- BRONN, H. G. (1859): Nachtrag über die Trias-Fauna von Raibl. – N. Jb. Mineral. Geogn. Geol. Petrefaktenkd., 1859: 39–45, Taf. 1; Stuttgart.
- BRUUN CHRISTENSEN, O. (1995): Coleoidean arm hooks from the Upper Jurassic and Lower Cretaceous, northern North Sea. – Europal, 8: 58–59, 1 Abb.; Lyon. – [1995a]
- (1995): Mid-late Jurassic palaeoenvironment in the Northern North Sea, Norway, as characterised by macroflora and -faunal elements. – Geobios, Mém. spéc., 18: 69–76; Lyon. – [1995b]
- BUCKLAND, W. (1837): Geology and mineralogy considered with reference to natural theology. Vol. 1–2. – In: CONYBEARE, W. D. (Hrsg.): An elementary course of theology, lectures in three parts. The Bridgewater treatises on the power, wisdom, and goodness of God as manifested in the creation. Treatise VI. – Bd. 1: 618 S., Bd. 2: 129 S., 69 Taf.; London (Pickering).
- BUCKMAN, J. (1880): On the *Belemnoteuthis Montefiorei*. – Proc. Dorset nat. Hist. antiquar. Field Club, 3 (1879): 141–143; Dorchester.
- BÜLOW-TRUMMER, E. v. (1920): Cephalopoda dibranchiata. – In: DIENER, C. (Hrsg.): Fossilium Catalogus. 1: Animalia, Pars 11. 313 S.; Berlin (W. Junk).
- CADROBBI, M. (1940): Su di un nuovo giacimento fossilifero del Retico lungo la strada Gardesana occidentale, in località Gola (Trentino meridionale). – Stud. Trent. Sci. nat., 21: 165–189; Trento.
- CHAPUIS, F. & DEWALQUE, G. (1854): Description des fossiles des terrains secondaires de la province de Luxembourg. – Mém. couronn. et Mém. savants étrang. Acad. r. Sci. Lett. beaux Arts Belg., 25 (1853): 1–325, 38 Taf.; Bruxelles. – [Auch als Buch: 303 S., 38 Taf.; Bruxelles (Hayez)]
- CHUN, C. (1906): Über die Geschlechtsverhältnisse der Cephalopoden. – Zool. Anz., 29: 743–753, 5 Abb.; Leipzig.
- (1910): Die Cephalopoden. 1. Teil. Oegopsida. – In: Wissenschaftliche Ergebnisse der deutschen Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer „Valdivia“ 1898–1899. Bd. 18. 401 S., 32 Ab., 61 Taf.; Jena (G. Fischer).
- (1915): Die Cephalopoden. 2. Teil. Myopsida. – In: Wissenschaftliche Ergebnisse der deutschen Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer „Valdivia“ 1898–1899. Bd. 18 [fortgesetzt von A. BRAUER]. S. 405–552, 39 Abb., Taf. 62–95; Jena (G. Fischer).
- CRICK, G. C. (1902): Note on the type-specimen of *Belemnoteuthis montefiorei* J. BUCKMAN, from the lower Lias-Shales between Charmouth and Lyme Regis, Dorset. – Proc. malacol. Soc. London, 5: 13–16; London.
- DAWKINS, W. B. (1864): On the Rhaetic beds and White Lias of Western and Central Somerset. – Quart. J. geol. Soc. London, 20: 396–412; London.
- DEWALQUE, G. (1854): Note sur les divers étages qui constituent le Lias moyen et le Lias supérieur dans le Luxembourg et les contrées voisines. – Bull. Soc. géol. France, (2), 11: 546–561, 1 Tab.; Paris.
- DIEBEL, K. (1941): Ein Ölschiefer im Lias alpha bei Bielefeld. – Jb. Reichsst. Bodenforsch., 60 (1939): 155–196, Taf. 21–23; Berlin. – [Auch: Diss. Univ. Berlin 1940]
- DOYLE, P. (1993): Mollusca: Cephalopoda (Coleoidea). – In: BENTON, M. J. (Hrsg.): The Fossil Record 2: 229–236, 1 Tab.; London, Glasgow, New York etc. (Chapman & Hall).

- DOYLE, P., DONOVAN, D. T. & NIXON, M. (1994): Phylogeny and systematics of the Coleoidea. – *Palaeont. Bull. Univ. Kansas*, n. S., 5: 1–15, 4 Abb., 1 Tab.; Lawrence/Kansas.
- DREYFUSS, M: (1957): Présence d'un céphalopode de la famille des Aulacocératidés dans l'Argovien des environs de Gornies (Hérault). – *Bull. Soc. géol. France*, (6), 7: 61–65, 2 Abb., Taf. 7; Paris.
- DUMORTIER, E. (1867): Lias inférieur. – In: Études paléontologiques sur les dépôts jurassiques du Bassin du Rhône. 2ème Partie. 252 S., 50 Taf.; Paris (F. Savy).
- EISENACK, A. (1939): Einige neue Annelidenreste aus dem Silur und dem Jura des Baltikums. – *Z. Geschiebeforsch. Flachlandsgeol.*, 15: 153–176, 13 Abb., Taf. A–C; Leipzig.
- ENGEL, T. (1896): Geognostischer Wegweiser durch Württemberg. 2. Aufl., 470 S., 102 Abb., 6 Taf.; Stuttgart (Schweizerbart). – [3. Aufl. (1908), 645 S., 270 Abb., 6 Taf.; Stuttgart (Schweizerbart)]
- ENGESER, T. S. (1987): Neubearbeitung der von F. A. QUENSTEDT (1856–57) aus dem schwäbischen Jura beschriebenen Belemniten-Grosshaken (Mega-Onychiten). – *Berliner geowiss. Abh.*, (A), 86: 3–21, Abb., 2 Taf.; Berlin.
- (1988): Ein neuer Mikro-Onychit aus dem Untertoarcium von Wolfsburg (Norddeutschland). – *Mitt. geol.-paläont. Inst. Univ. Hamburg*, 67: 89–97, 1 Taf.; Hamburg.
- ENGESER, T. S. & PHILLIPS, D. (1986): Redescription of two specimens previously recorded as fossil teuthids (Coleoidea, Cephalopoda.). – *Bull. Brit. Mus. nat. Hist.*, 40: 259–264, 5 Abb.; London.
- ENGESER, T. S. & SUTHHOF, A. (1993): Onychiten (Belemniten-Armhaken) aus dem Barrême von Sarstedt (Niedersachsen). – *Mitt. geol.-paläont. Inst. Univ. Hamburg*, 73: 99–117, 1 Abb., 3 Taf.; Hamburg.
- ERBEN, H. K. (1964): Bactritoidea. – In: MOORE, R. C. (Hrsg.): *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Part K. Mollusca 3. Cephalopoda – General features. Endoceratoidea – Actinoceratoidea – Nautiloidea – Bactritoidea: K491–K505, Abb. 352–361; Boulder/Colorado & Lawrence/Kansas (Geological Society of America & University of Kansas Press).
- FABRE, G. (1903): [Observations sur *Belemnites Stoppanii* MAYER]. – *Bull. Soc. géol. France*, (4), 3: 249–250; Paris.
- FISCHER, A. G. (1947): A belemnoid from the late Permian of Greenland. – *Medd. Grønland*, 133/5: 1–24, 6 Abb., 3 Tab., 2 Taf.; København.
- FISCHER, K. C. (1981): *Chitinobelus acifer* n. g. n. sp., ein ungewöhnlicher Belemnit aus dem Lias epsilon von Holzmaden. – *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.*, 1981: 141–148, 4 Abb.; Stuttgart.
- FISCHER-OOSTER, C. v. (1870): Neue Nachweise zur Erörterung des Alters des Tavigianaz-Sandsteines. – In: OOSTER, W. & FISCHER-OOSTER, C. (Hrsg.), *Protozoa Helvetica. Mitteilungen aus dem Berner Museum der Naturgeschichte über merkwürdige Thier- und Pflanzenreste der schweizerischen Vorwelt*, Bd. 2, Abt. 2: 85–88; Genf & Basel (Georg).
- FLOWER, R. H. (1945): A belemnite from a Mississippian boulder of the Caney Shale. – *J. Paleont.*, 19: 490–503, 1 Abb., Taf. 65; Tulsa/Oklahoma.
- FREBOLD, H. (1967): Hettangian ammonite faunas of the Taseko Lakes area, British Columbia. – *Bull. geol. Surv. Canada*, 158, 35 S., 9 Taf., 6 Abb.; Ottawa.
- FREBOLD, H. & LITTLE, H. (1962): Palaeontology, stratigraphy and structure of the Jurassic rocks in Salmo map area, British Columbia. – *Bull. geol. Surv. Canada*, 81: 1–31, 1 Abb., 2 Tab., 5 Taf.; Ottawa.
- FRECH, F. (1890): Die Korallenfauna der Trias. Die Korallen der juvavischen Triasprovinz (Zlambachschichten, Hallstätter Kalke, Rhaet). – *Palaeontographica*, 37: 1–116, 75 Abb., 21 Taf.; Stuttgart.
- GEMMELLARO, G. G. (1904): I cephalopodi del Trias superiore della regione occidentale della Sicilia. – *G. Sci. nat. econ. Palermo*, 24: 1–322, 30 Taf.; Palermo.
- GRAY, J. E. (1849): Catalogue of the Mollusca in the collection of the British Museum. Part 1. Cephalopoda antepedia. VII + 164 S.; London (Spottiswoodes & Shaw).
- HAAS, O. (1909): Bericht über neue Aufsammlungen in den Zlambachmergeln der Fischerwiese bei Alt-Aussee. – *Beitr. Paläont. Österr.-Ungarn u. Orient*, 22: 143–167, Taf. 5–6; Wien & Leipzig.

- HAUER, F. v. (1847): Neue Cephalopoden aus dem rothen Marmor von Aussee. – *Naturwiss. Abh.*, 1 (1846–1847): 257–277, Taf. 7–9; Wien.
- HAUFF, R. B. (1985): Urweltmuseum Hauff Holzmaden. Sonderausstellung „Weichteilbelemniten“ 1. Juni bis 31. Oktober 1985. 12 S., 12 Abb.; Holzmaden (Museum Hauff).
- HAUG, É. (1903): [Sur la date d'apparition des bélémnites]. – *Bull. Soc. géol. France*, (4), 3: 245–247, 248–249; Paris.
- HENNIG, E. (1923): Geologie von Württemberg nebst Hohenzollern. – In: *Handbuch der Geologie und Bodenschätze Deutschlands*. II. Abt. 1. Bd. VI + 383 S., 61 Abb., 9 Taf.; Berlin (Borntraeger).
- HOFFMANN, K. (1965): Ein *Atractites* (Dibranchiata, Belemnoidae, Belemnitidae) aus dem nordwestdeutschen Hettangium (Unterlias, *liasicus*-Zone, *laqueolus*-Subzone). Vorläufige Mitteilung. – *Geol. Jb.*, 83: 693–698; Hannover.
- HÖLDER, H. (1973): Ein belemnitisches Proostracum aus dem Unteren Lias. – In: *Miscellanea cephalopodica*: 63–67, 1 Abb., Taf. 2, Fig. 7; Taf. 3. – Münster. *Forsch. Geol. Paläont.*, 29: 39–76, 10 Abb., 3 Taf.; Münster/Westf.
- HOWELL, B. F. (1962): Worms. – In: HASS, W. H., HÄNTZSCHEL, W., FISHER, D. W., HOWELL, B. F., RHODES, F. H. T., MÜLLER, K. J. & MOORE, R. C.: *Miscellanea. Conodonts, Conoidal Shells of Uncertain Affinities, Worms, Trace Fossils and Problematica*. – In: MOORE, R. C. (Hrsg.), *Treatise on Invertebrate Palaeontology*. Part W: W144–W177, Abb. 85–108; New York & Lawrence/Kansas (Geological Society of America & University of Kansas Press). – [Reprint: 1966]
- ISSLER, A. (1908): Beiträge zur Stratigraphie und Mikrofauna des Lias in Schwaben. – *Palaeontographica*, 55: 1–104, 12 Abb., 7 Taf.; Stuttgart.
- JELETZKY, J. A. (1966): Comparative morphology, phylogeny, and classification of fossil Coleoidea. – In: *Palaeontological Contributions of the University of Kansas*. Bd. 42. *Mollusca. Art. 7*. 162 S., 15 Abb., 25 Taf.; Lawrence/Kansas.
- (1967): Jurassic and (?)Triassic rocks of the eastern slope of Richardson Mountains, northwestern district of Mackenzie. – *Pap. geol. Surv. Canada*, 66–30; Ottawa.
- JELETZKY, J. A. & ZAPPE, H. (1967): Coleoid and orthocerid cephalopods of the Rhaetian Zlambach Marl from the Fischerwiese near Aussee, Styria (Austria). – *Ann. naturhist. Mus. Wien*, 71: 69–106, 1 Abb., 4 Taf.; Wien.
- JOHNSON, R. G. & RICHARDSON, E. S. jr. (1968): Ten-armed fossil cephalopod from the Pennsylvanian of Illinois. – *Science*, 159: 526–528, 4 Abb.; New York.
- JOLY, H. (1936): Les fossiles du Jurassique de la Belgique. 2. Lias inférieur. – *Mém. Mus. Hist. nat. Belg.*, 79: 1–244, 2 Taf.; Bruxelles.
- KEAR, A. J., BRIGGS, D. E. G. & DONOVAN, D. T. (1995): Decay and fossilization of nonmineralized tissue in coleoid substance. – *Palaeontology*, 38: 105–131, 9 Abb., 7 Tab.; London.
- KELLER, T. (1976): Magen- und Darminhalte von Ichthyosauriern des süddeutschen Posidonienschiefers. – *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.*, 1976: 266–283, 11 Abb.; Stuttgart.
- KILIAN, W. (1903): [Observations sur les bélémnites]. – *Bull. Soc. géol. France*, (4), 3: 249; Paris.
- KOZUR, H. (1967): Scolecodonten aus dem Muschelkalk des germanischen Binnenbeckens. – *Mber. dtsch. Akad. Wiss. Berlin*, 9: 842–886, 1 Abb., Taf. 1–3; Berlin.
- (1970): Zur Klassifikation und phylogenetischen Entwicklung der fossilen Phyllocoidea und Eunicida (Polychaeta). – *Freiberger Forschh.*, (C), 260: 35–81, 12 Taf.; Leipzig.
- (1971): Die Eunicida und Phyllocoidea des Mesozoikums. – *Freiberger Forschh.*, (C), 267: 73–111, 17 Taf.; Leipzig.
- KRYSTYN, L., SCHÄFFER, G. & SCHLAGER, W. (1971): Der Stratotypus des Nor. – In: *Colloque du Jurassique méditerranéen* Budapest, 3.–8. IX., 1969. – *Ann. Inst. geol. Publ. hung.*, 54/2: 607–629, 7 Abb.; Budapest.
- KUHN-SCHNYDER, E. (1963): I Sauri del Monte San Giorgio. – *Arch. Storia Ticinese*, 16: 811–854, 38 Abb., 1 Tab., 10 Taf.; Bellinzona.
- KULICKI, C. & SZANIAWSKI, H. (1972): Cephalopod arm hooks from the Jurassic of Poland. – *Acta palaeont. pol.*, 17: 379–419, 9 Abb., Taf. 14–20; Warszawa.
- LEPSIUS, R. (1878): Das westliche Süd-Tirol, geologisch dargestellt. 375 S., 1 Kt., 10 Taf.; Berlin (Hertz).

- LISSAJOUS, M. (1915): Quelques remarques sur les bélémnites jurassiques. – Bull. Soc. Hist. nat. Mâcon, 1915/6: 1–32, 3 Abb., 1 Tab., 1 Taf.; Mâcon.
- (1925): Répertoire alphabétique des bélémnites jurassiques précédé d'un essai de classification. – Trav. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon, 8/7: 1–173, 23 Abb., 1 Tab.; Lyon.
- MARTIN, J. (1865): Zone à *Avicula contorta* ou étage Rhaetien. État de la question. Mém. Acad. Sci. hist. nat. Dijon, 12: 1–292, 1–19, 3 Taf.; Paris.
- MAYER, C. (1862): Neue Belemnitenarten aus dem mittleren Sinémurien (Arietenkalk) der Blumensteiner Allmend, im Berner Oberland. – Verh. Schweiz. naturforsch. Ges., 46: 138–139; Luzern.
- (1864): Diagnose de deux bélémnites nouvelles. – J. Conchyl., 12 (Ser. 3, 4): 75–76; Paris.
  - (1866): Diagnose de bélémnites nouvelles. – J. Conchyl., 14 (3. Ser., 6): 358–369; Paris.
- MAYER-EYMAR, K. (1883): [Die Grundzüge der Classification der Belemniten]. – Z. dtsch. geol. Ges., 35: 640–643; Berlin.
- MILLER, J. S. (1826): Observations on belemnites. – Trans. geol. Soc. London, (2), 2 (1826–1829): 45–62, Taf. 7–9; London.
- MOJSISOVICS VON MOJSVAR, E. v. (1871): Über das Belemniten-Geschlecht *Aulacoceras* Fr. v. HAUER. – Jb. kais. k. Reichsanst. Wien, 21: 41–57, 4 Taf.; Wien.
- (1882): Die Cephalopoden der mediterranen Triasprovinz. – Abh. kais. k. geol. Reichsanst. Wien, 10: 1–322, 94 Taf.; Wien.
  - (1902): Das Gebirge um Hallstatt. 1. Abth. Die Cephalopoden der Hallstätter Kalke. Supplement. – Abh. kais. k. geol. Reichsanst. Wien, 6/Suppl.-H.: 175–356, 8 Abb., 23 Taf.; Wien.
- NAEF, A. (1921–1923): Die Cephalopoden. – In: Fauna e flora del Golfo di Napoli. 35. Monographie. Teil 1 (Systematik, Embryologie). Bd. 1. XII + 863 S., 473 Abb., 19 Taf.; Berlin (Friedländer).
- (1928): Die Cephalopoden. – In: Fauna e flora del Golfo di Napoli. 35. Monographie. Parte 1 (Systematik, Embryologie). Bd. 2. 357 S., 142 Abb., 37 Taf.; Berlin, Rom (Friedländer & Bardi).
- OPPEL, A. (1856): Über einige Cephalopoden der Juraformation Württembergs. 2. *Ammonites planorbis* Sow. (*psilonotus* QUENST.) mit erhaltenem Aptychus. – Jb. Ver. vaterl. Naturkd. Württemb., 12: 107–108; Stuttgart.
- (1856): Die Juraformation Englands, Frankreichs und des südwestlichen Deutschlands, nach ihren einzelnen Gliedern eingetheilt und verglichen. Teil 1. – Jh. Ver. vaterl. Naturkd. Württemb., 12: 121–556; Stuttgart. – [Als Separat: 438 S. (1856), Stuttgart (Ebner & Seubert).]
- PEYER, B. (1955): *Helveticosaurus zollingeri* n. gen. n. sp. – In: Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. – Abh. Schweiz. paläont. Ges., 72: 3–50, 12 Abb., 5 Taf.; Basel.
- PFEFFER, E. (1942): Beiträge zur Petrographie der schwäbischen Rhät- und Lias-Sandsteine. – Diss. tech. Hochsch. Stuttgart. – [Mskr.]
- PFEFFER, G. (1908): Die Cephalopoden. – In: BRANDT, K. & APSTEIN, C. (Hrsg.); Nordisches Plankton, Bd. 2, Teil 9, Nr. 4, 116 S.; Kiel & Leipzig (Lipsius & Tischer).
- PHILLIPS, J. (1866): A monograph of British belemnitidae. Part 2. – Monogr. palaeont. Soc., 18 (1864): 29–52, Abb. 16–21, Taf. 1–7; London.
- (1869): The oldest British belemnite. – Geol. Mag., (1), 6: 239; London.
- PINNA, G. (1972): Rinvenimento di un raro cefalopode coleoidea nel giacimento sinemuriano di Osteno in Lombardia. – Atti Soc. ital. Sci. nat. Mus. civ. Storia nat. Milano, 113: 141–149, 1 Taf.; Milano.
- POLLARD, J. E. (1968): The gastric contents of an Ichthyosaur from the Lower Lias of Lyme Regis, Dorset. – Palaeontology, 11: 376–388, 1 Abb., Taf. 72–73; London.
- PREDA, I. (1970): Fauna de belemniti jurasici de la Rosia (Muntii Padurea Craiului). – Ann. Univ. Bucureşti, (Geol.), 19: 9–14, 5 Taf.; Bucureşti.
- QUENSTEDT, F. A. (1839): *Loligo Bollensis* ist kein Belemniten-Organ. – N. Jb. Mineral. Geogn. Geol. Petrefaktenkd., 1839: 156–167, 1 Abb.; Stuttgart.
- (1845–1849): Petrefaktenkunde Deutschlands. 1. Abt. 1 Bd. Cephalopoden. 580 S., 36 Taf.; Tübingen (Fues).

- (1856–1857): Der Jura. 1–208, Taf. 1–24 (Juli 1856), 209–368, Taf. 25–48 (Dez. 1856), 369–576 (April 1857), 577–842, Taf. 73–100 (Okt. 1857). 1. Aufl. 842 S., 100 Taf., 3 Farbtaf.; Tübingen (Laupp).
- RECTEREN-ALTENA, C. O. VAN (1949): Systematic catalogue of the palaeontological collection. 6. Suppl. (Teuthoidea). – Arch. Mus. Teyler, (3), 10: 53–62, 1 Abb., 1 Taf.; Haarlem.
- REIS, O. M. (1907): Eine Fauna des Wettersteinkalkes. 2. Teil: Nachtrag zu den Cephalopoden. – Geogn. Jh., 18 (1905): 113–152, 19 Abb., 4 Taf.; München.
- REITNER, J. (1978): Ein Teuthiden-Rest aus dem Obernor (Kössener Schichten) der Lahnewies-Neidernachmulde bei Garmisch-Partenkirchen (Bayern). – Paläont. Z., 52: 205–212, 6 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.
- (1986): *Acanthoteuthis leichi* n. sp. (Cephalopoda) aus dem Untertithonium von Solnhofen (Bayern). – Archaeopteryx, 4: 19–25, 9 Abb.; Eichstätt.
- REITNER, J. & ENGESER, T. S. (1981): Phylogenetic trends in phragmocone-bearing Coleoids (Belemnomorpha). – In: Sonderforschungsbereich „Paläökologie“ (SFB 53), Tübingen. Bericht 1979–1981, Teil 2: 451–457; Tübingen (Institut für Geologie und Paläontologie der Universität). – [1981a]
- REITNER, J. & ENGESER, T. (1981): Eine neue Teuthiden-Art aus dem unteren Sinemurium (Lias alpha 3, „Ölschiefer“) von Dußlingen bei Tübingen (Baden-Württemberg). – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., 1981: 425–430, 5 Abb.; Stuttgart. – [1981b]
- REITNER, J. & ENGESER, T. (1982): Zwei neue Coleoidea-Arten aus dem Posidonienschiefert (Untertoarcium) aus der Gegend von Holzmaden (Baden-Württemberg). – Stuttgarter Beitr. Naturkd., (B), 84: 1–19, 6 Abb., 3 Taf.; Stuttgart.
- REITNER, J. & ULRICH, M. (1983): Echte Weichteilbelemniten aus dem Untertoarcium (Posidonienschiefert) Südwestdeutschlands. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., 165: 450–465, 6 Abb.; Stuttgart.
- RIEBER, H. (1970): *Phragmoteuthis? tictinensis* n. sp., ein Coleoidea-Rest aus der Grenzbitumenzone (Mittlere Trias) des Monte San Giorgio (Kt. Tessin, Schweiz). – Paläont. Z., 44: 32–40, 3 Abb., Taf. 3–4; Stuttgart.
- (1973): Cephalopoden aus der Grenzbitumenzone (Mittlere Trias) des Monte San Giorgio (Kanton Tessin, Schweiz). – Schweiz. paläont. Abh., 93: 1–96, 22 Abb., 13 Tab., 17 Taf.; Basel.
- (1974): *Breviconoteuthis breviconus* (REIS), ein Phragmoteuthide aus der Mittleren Trias des Monte San Giorgio (Kanton Tessin, Schweiz). – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., 1974: 415–421, 5 Abb.; Stuttgart.
- RIEGRAF, W. (1980): Revision der Belemniten des Schwäbischen Jura. Teil 7. – Palaeontographica, (A), 169: 128–206, Abb. 130–187, Taf. 1–4; Stuttgart.
- (1982): New Coleoidea from the Lower Jurassic of Southwest Germany. – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., 1982: 91–97, 2 Abb.; Stuttgart.
- (1983): Über „*Sueviteuthis zellensis*“ REITNER & ENGESER, 1982 (Coleoidea) aus dem Untertoarcium von Südwestdeutschland. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., 165: 502–507, 1 Abb.; Stuttgart.
- (1985): Mikrofauna, Biostratigraphie und Fazies im Unteren Toarcium Südwestdeutschlands und Vergleiche mit benachbarten Gebieten. – Tübinger mikropaläont. Mitt., 3: 1–233, 33 Abb., 12 Taf.; Tübingen. – [Auch: Diss. Univ. Tübingen (1985)]
- (1995): Cephalopoda dibranchiata fossiles (Coleoidea). – In: WESTPHAL, F. (Hrsg.): Fossilium Catalogus. I: Animalia. Pars 133. 411 S.; Amsterdam & New York (Kugler). – [1995a]
- (1995): Radiolarien, Diatomeen, Cephalopoden und Stratigraphie im pelagischen Campanium Westfalens (Oberkreide, NW-Deutschland). – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., 197: 129–200, 22 Abb., 2 Tab.; Stuttgart. – [1995b]
- RIEGRAF, W. & HAUFF, R. B. (1983): Belemnitenfunde mit Weichkörper, Fangarmen und Gladius aus dem Untertoarcium (Posidonienschiefert) und Unteraalenium (Opalinuston) Südwestdeutschlands. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., 165: 466–483, 5 Abb.; Stuttgart.
- RIEGRAF, W. & REITNER, J. (1979): Die „Weichteilbelemniten“ des Posidonienschiefers (Untertoarcium) von Holzmaden (Baden-Württemberg) sind Fälschungen. – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., 1979: 291–304, 14 Abb.; Stuttgart.

- RIEGRAF, W. & SCHMITT-RIEGRAF, C. (1995): *Mandibula fossiles ammonitorum et nautilorum (Rhyncholithi et rhynchoteuthes, excl. aptychi et anaptychi).* – In: WESTPHAL, F. (Hrsg.): *Fossilium Catalogus. I: Animalia. Pars 134. 219 S., 43 Taf.*; Amsterdam & New York (Kugler).
- RIEGRAF, W., WERNER, G. & LÖRCHER, F. (1984): *Der Posidonienschifer – Cephalopodenfauna, Biostratigraphie und Fazies des südwestdeutschen Untertoarciums (Lias ε).* 195 S., 50 Abb., 12 Taf.; Stuttgart (Enke).
- ROSENKRANTZ, A. (1946): *Krogbærende cephalopoder fra Ostgrønlands Perm.* – *Medd. dansk. geol. Foren.*, 11: 160–161, 10 Abb.; København.
- ROSENKRANZ, D. (1967): *Geologische Kartierung der östlichen Frickenhofer Höhe zwischen Horn, Abtsgmünd und Untergröningen.* – *Diplomarb. Univ. Tübingen*, 93 S., 5 Beil.; Tübingen. – [Msgr.]
- SACHS, V. N. & NALNJAЕVA, T. I. (1970): *Lower and Middle Jurassic belemnites from the northern USSR. Nannobelinae, Passaloteuthinae und Hastitidae.* – *Trudy Inst. Geol. Geofiz. sibirsk. Otdel. Akad. Nauk SSSR*, 110: 1–228, 62 Abb., 48 Tab., 22 Taf.; Leningrad (Nauka). – [Russisch]
- SALOMON, W. (1895): *Geologische und palaeontologische Studien über die Marmolata.* – *Palaeontographica*, 42: 1–210, 14 Abb., Taf. 1–8; Stuttgart.
- SASLAVSKAYA, N. M. (1989): *On the taxonomic position of *Paraglycerites* EISENACK, 1939 and *Arites* KOZUR, 1967.* – *Trudy Inst. Geol. Geofiz. sibirsk. Otdel. Akad. Nauk SSSR*, 732: 104–109; Novosibirsk. – [Russisch]
- SCHLEGELMILCH, R. (1996): *Neubearbeitung der Belemniten aus dem Hettangium von Nürtingen (Baden-Württemberg, Südwestdeutschland).* – *Stuttgarter Beitr. Naturkd.*, (B), 237, 17 S., 1 Abb., 2 Taf., 4 Tab.; Stuttgart.
- SCHLOZ, W. (1972): *Zur Bildungsgeschichte der Oolithenbank (Hettangium) in Baden-Württemberg.* – *Arb. Inst. Geol. Paläont. Univ. Stuttgart*, n. F., 67: 101–212, Taf. 19–36, 40 Abb., 11 Tab.; Stuttgart. – [Auch: Diss. Univ. Stuttgart 1972]
- SCHWEGLER, E. (1939): *Belemniten aus den Psilonotentonen Schwabens.* – *Cbl. Mineral. Geol. Paläont.*, 1939: 200–208, 3 Abb.; Stuttgart.
- (1949): *Vorläufige Mitteilung über Grundsätze und Ergebnisse einer Revision der Belemnitenfauna des Schwäbischen Jura.* – *N. Jb. Mineral. Geol. Paläont.*, Mh., (B), 1949: 294–306, 1 Abb.; Stuttgart.
  - (1960): *Über die Belemniten des Schwäbischen Jura.* – *Aus der Heimat*, 68: 62–75, 20 Abb.; Öhringen.
  - (1962): *Revision der Belemniten des Schwäbischen Jura. Teil 2.* – *Palaeontographica*, (A), 118: 1–22, 12 Abb.; Stuttgart.
- SEILACHER, A. (1970): *Begriff und Bedeutung der Fossil-Lagerstätten.* – *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.*, 1970: 34–39; Stuttgart.
- SEILACHER, A., REIF, W.-E. & WESTPHAL, F. (1985): *Sedimentological, ecological and temporal patterns of fossil Lagerstätten.* – In: WHITTINGTON, H. B. & CONWAY MORRIS, S. (Hrsg.): *Extraordinary fossil biotas: their ecological and evolutionary significance.* – *Phil. Transact. r. Soc. London*, (B), 311: 5–23, 11 Abb., 1 Taf.; London.
- SEILACHER, A. & WESTPHAL, F. (1971): „*Fossil-Lagerstätten*“. – In: MÜLLER, G. (Hrsg.): *Sedimentology of parts of Central Europe. Guidebook 8th International sedimentological Congress 1971, Heidelberg*: 327–335, 5 Abb.; Frankfurt a. Main (Kramer).
- STEFANI, C. DI (1887): *Lias inferiore ad Arieti dell' Appennino settentrionale. Parte 2: Osservazioni paleontologiche.* – *Atti Soc. tosc. Sci. nat., Mem.*, 8: 42–76; Pisa.
- STOPPANI, A. (1860–1865): *Géologie et paléontologie des couches à *Avicula contorta* en Lombardie.* 267 S., 60 Taf.; Milano.
- SUESS, E. (1865): *Über die Cephalopoden-Sippe *Acanthoteuthis* R. WAGN.* – *Sitzber. kais. Akad. Wiss. Wien, math.-phys. Kl.*, 51: 225–244, 4 Taf.; Wien.
- TATE, R. (1869): *On the oldest British belemnite.* – *Geol. Mag.*, (1), 6: 166–167, 1 Abb.; London.
- TERQUEM, O. & PIETTE, E. (1865): *Le Lias inférieur de l'est de la France.* – *Mém. Soc. géol. France*, (2), 8: 1–175, 18 Taf.; Paris.

- THIELE, J. (1935): Handbuch der systematischen Weichterkunde. Bd. 2. Teil 3. 1. Aufl., 244 S. (S. 779–1022); Jena (G. Fischer). – [Neudruck der 1. Aufl.: V + 375 S. (S. 779–1154); Amsterdam (A. Asher) 1963]
- VOLTZ, P. L. (1840): Observations sur les *Belopeltis* ou lames dorsal des Bélemnites. – Mém. Soc. Mus. hist. nat. Strasbourg, 3 (1840–1841): 1–38, 5 Taf.; Strasbourg.
- WILD, R. (1973): *Tanystropheus longobardicus* (BASSANI) (Neue Ergebnisse). – In: KUHN-SCHNYDER, E. & PEYER, B. [Hrsg.], Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. XXIII. – Schweizer paläont. Abh., 95: 1–162, 101 Abb., 9 Tab., 20 Taf.; Basel.
- WILL, H.-J. (1969): Untersuchungen zur Stratigraphie und Genese des Oberkeupers in Nordwestdeutschland. – Beih. geol. Jb., 54: 1–240, 50 Abb., 4 Taf.; Hannover.
- ZITTEL, K. A. v. (1895): Grundzüge der Palaeontologie (Palaeozoologie). 1. Aufl., 971 S., 2048 Abb.; München & Berlin (Oldenbourg).

Anschrift des Verfassers:

Dr. Wolfgang Riegraf, Brüggefeldweg 31, D-48161 Münster i. Westf., Germany.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Stuttgarter Beiträge Naturkunde Serie B](#)  
[\[Paläontologie\]](#)

Jahr/Year: 1996

Band/Volume: [239\\_B](#)

Autor(en)/Author(s): Riegraf Wolfgang

Artikel/Article: [Belemniten-Fanghäkchen \(Cephalopoda, Coleoidea\) aus  
der Psilonotenbank \(Unterer Jura, tiefstes Hettangium\) von  
Südwestdeutschland 1-38](#)