

# Mediterrane belemnieten en hun verspreiding

Nico M.M. Janssen

**Dit artikel gaat in op de levensomstandigheden van belemnieten en hun geografische verspreiding in faunaprovincies tijdens het bovenste Malm (Boven-Jura) en het daaropvolgende Neocoom (Onder-Krijt). De aandacht wordt daarbij in het bijzonder gericht op het Mediterrane deel van het Tethys-gebied. Deze faunaprovincie was veel groter dan het huidige Middellandse Zeegebied.**

## Inleiding

Sinds enige tientallen jaren is bekend dat belemnieten-associaties faunaprovincies vormden: een verdeling van bepaalde families en genera over paleogeografische gebieden. Dit is een verschijnsel dat we, behalve bij recente levensvormen, bij meerdere fossiele dieren (o.a. ammonieten, brachiopoden) en planten (o.a. dinoflagellaten) aantreffen. Zulke faunaprovincies werden in belangrijke mate afgebakend door temperatuurgradiënten (Stevens, 1963, 1965; Basov et al., 1972; Mutterlose et al., 1983; Mutterlose, 1988). Stevens (1963; 1965) verklaart de vorming van faunaprovincies van belemnieten, naast hun afhankelijkheid van temperatuur, ook aan de hand van geografische barrières. Hierbij moeten we denken aan zowel landmassa's als diepzeengebieden.

## Leefwijze en migratiemogelijkheden

Er wordt wel beweerd dat de morfologie van het belemnieten-rostrum, het meest gevonden fossiele skeletdeel, wijst op één vrijzwemmende (nektonische) leefwijze (Naef, 1922; Späth, 1975; e.a.). Vooral de langgerekte rostra van belemnieten zoals de Hibolithes-achtigen (Belemnopseidae), maar mogelijk ook de Pseudobelus-achtigen (Duvalliidae), zouden daarvoor kenmerkend zijn. Het rostrum zou namelijk als tegengewicht de mogelijkheid bieden om het zwaartepunt te verschuiven ten opzichte van het aandrijfmecanisme (de vinnen), waardoor het dier makkelijker een horizontale positie kon behouden (bijv. Gustomesov, 1974). Er liepen waarschijnlijk regelbare "kanaaltjes" door het rostrum, die meer of minder gas in het rostrum toelieten (Gustomesov,

1975; Späth, 1975; Doguzhayeva & Kabanov, 1990).

Het rostrum van de meeste Duvalliidae wijkt echter af van de "normale" gestroomlijnde vorm die de Belemnopseidae kenmerkt (fig. 1). Het vermoeden bestaat daarom, dat een deel van de Duvalliidae slechter kon zwemmen of althans minder beweeglijk was dan de Belemnopseidae. Behalve deze afwijkende vorm van het rostrum heeft waarschijnlijk ook de dorsale positie van de alveole-groef veroorzaakt, dat de Duvalliidae slechtere zwimmers zijn geweest (Mutterlose e.a., 1983; Naef, 1922; Stevens, 1973).

Zoals gezegd, berust dit op veronderstellingen en vermoedens. Immers, de functies van de verschillende karakteristieke elementen op het rostrum, zoals laterale lijnen, alveole-groef en de groefspleet zijn nog niet volledig duidelijk. De laatste twee zijn volgens Krimholz (1992) waarschijnlijk van belang geweest voor een directe communicatie tussen het phragmocoon en de mantel om het rostrum, met betrekking tot doorbloeding en innerva-

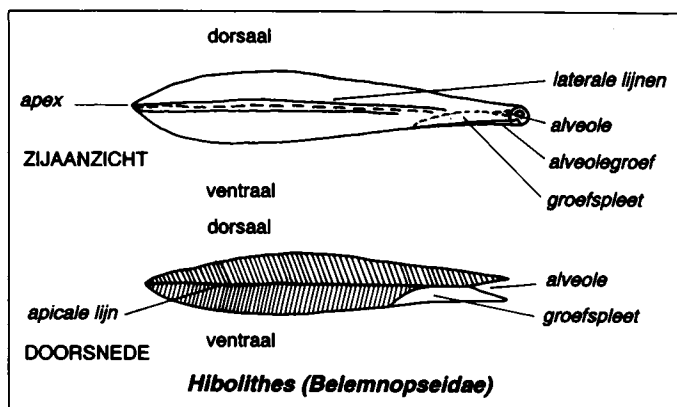
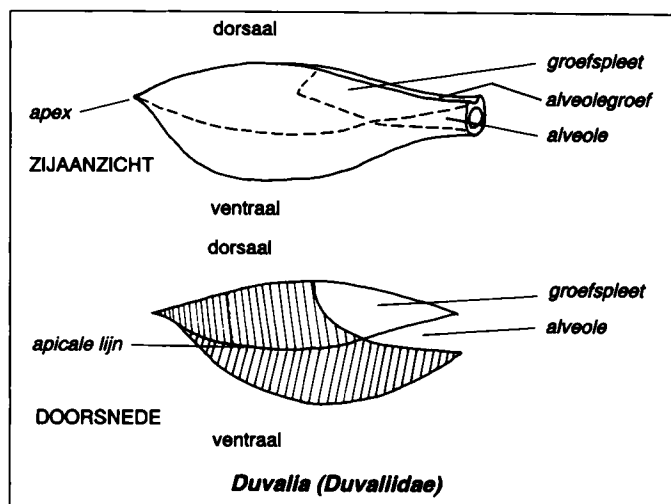


Fig. 1. Schematische weergave van belemnieten-rostra.



tie. Laterale lijnen (een, twee of drie) of indrukken, die aan bijna alle rostra van Belemnopseidae en Duvaliidae te zien zijn, zijn waarschijnlijk afdrucken van laterale (vin)spieren geweest (Gustomesov, 1975; Späth, 1975). We kunnen ze bij vele Belemnopseidae zowel aan juveniele als volwassen exemplaren waarnemen. Bij volwassen exemplaren van de Duvaliidae zijn ze echter vaak afwezig. Dit zou kunnen duiden op een verschil in leefwijze tussen jonge en volwassen Duvaliidae, waarbij de juveniele belemnieten waarschijnlijk vrijzwemmend waren en de volwassen exemplaren een beperkter zwemvermogen of zwembereik bezaten, gepaard aan een nekto-bentonische of zelfs bentonische leefwijze.

### Faunagebieden

Aan de hand van belemnieten-associaties kunnen we tijdens het Neocoom de volgende faunagebieden onderscheiden (Stevens, 1963, 1965, 1973; Krimholz et al., 1973; Mutterlose 1988; Combémoré, 1988; Challinor, 1991) (fig. 2):

- het Boreale rijk (s.str.):  
Arctische provincie  
Boreaal-Atlantische provincie

- het Tethys-rijk (s.str.):  
Mediterrane provincie  
Madagaskar-provincie  
Indo-Pacifische provincie

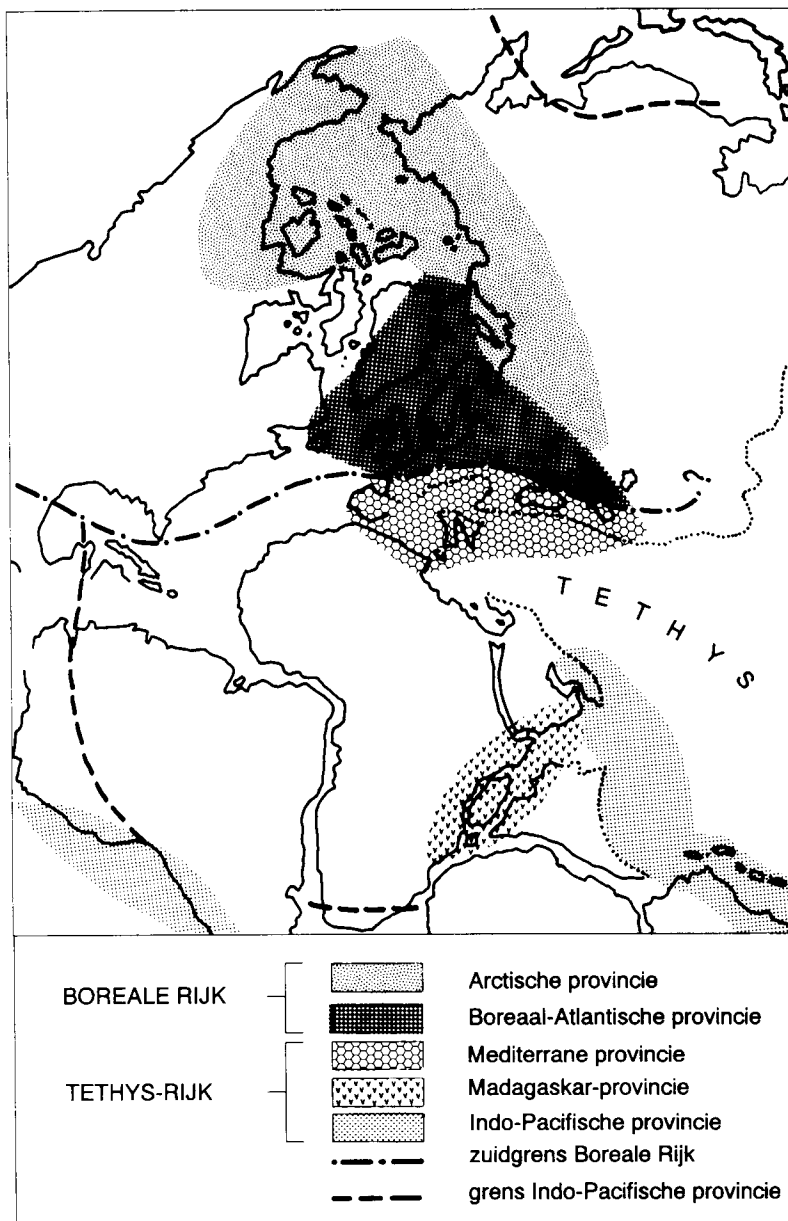


Fig. 2. Faunaprovincies tijdens het Neocoom. Veranderd naar Combémoré, 1988.

De provincies kunnen vaak nog worden onderverdeeld in subprovincies, gebaseerd op karakteristieke soorten. We moeten wel bedenken dat de verschillende faunagebieden slechts bepaalde tijd bestonden en in andere tijdperken een ander geografisch gebied bestreken of geheel niet onderscheiden konden worden. Migratie en evolutie van soorten leidden tot het ontstaan van nieuwe (sub)provincies of uitbreiding van bestaande (sub)provincies. Deze verschijnselen werden veroorzaakt door veranderde omstandigheden in het mariene milieu.

De karakteristieke families en genera voor de verschillende gebieden in de genoemde periode zijn vermeld in fig. 3.

### Faunaverschillen binnen de Mediterrane provincie

Vergelijken we de in de literatuur beschreven fauna-elementen van het westelijk Mediterrane gebied (Zuidoost-Spanje, Zuidoost-Frankrijk, delen van Italië) met de meer zuidelijk en oostelijk gelegen gebieden van de Mediterrane Tethys, dan blijken dezelfde families de belangrijkste elementen te zijn in het fauna-beeld. Het kenmerkend verschil zit echter in de aantallen soorten uit de diverse genera, afgezien van het voorkomen van enige endemische soorten.

De West-Mediterrane subprovincie wordt gedomineerd door de genera *Produvalia* (8 soorten) en *Duvalia* (18). Daarnaast treffen we soorten aan van

de genera *Pseudoduvalia* (3), *Pseudobelus* (6), *Rhopaloteuthis* (11), *Curtohibolites* (2), *Hibolithes* (13), *Neohibolites* (1) en *Mesohibolites* (7). Endemische *Produvalia*- en *Duvalia*-soorten zijn bekend van Zuidoost-Spanje.

De Oost-Mediterrane subprovincie wordt gedomineerd door de genera *Pseudobelus* (17), *Rhopaloteuthis* (23), *Curtohibolites* (5) en *Mesohibolites* (15). Daarnaast treffen we nog *Produvalia* (1?), *Duvalia* (12), *Pseudoduvalia* (3), en *Hibolithes* (11) aan.

Het fauna-beeld van het Noord-Afrikaanse deel van de Mediterrane provincie (Algerije, Marokko, Tunesië) is vrijwel onbekend. De weinige vondsten die vermeld worden in de literatuur komen overeen met het algemene Mediterrane fauna-beeld. Over het tegenwoordige alpiene ge-

ARCTISCHE EN BOREAAL-ATLANTISCHE FAUNA-PROVINCIE	MEDITERRANE FAUNA-PROVINCIE	MADAGASKAR- EN INDO-PACIFISCHE FAUNA-PROVINCIE
<b>Cylindroteuthididae</b> <i>Acroteuthis</i> <i>Arctoteuthis</i> <i>Aulacoteuthis</i> <i>Cylindroteuthis</i> <i>Lagonibelus</i> <i>Pachyteuthis</i> <i>Spanioteuthis</i> <i>Oxyteuthis</i> <i>Preoxyteuthis</i>		
<b>Diplobelidae</b> <i>Conoteuthis</i>	<b>Diplobelidae</b> <i>Conoteuthis</i> <i>Diplobelus</i> <i>Tauriconites</i>	<b>Diplobelidae</b> <i>Conoteuthis</i>
	<b>Duvaliidae</b> <i>Berrasibelus</i> <i>Duvalia</i> <i>Produvalia</i> <i>Pseudobelus</i> <i>Pseudoduvalia</i> <i>Rhopaloteuthis</i>	<b>Duvaliidae</b> <i>Duvalia</i> <i>Produvalia?</i>
	<b>Belemnopseidae</b> <i>Acutibelus</i>	<b>Belemnopseidae</b> <i>Belemnopsis</i> <i>Conodicoelites</i>
	<i>Curtohibolites</i>	<i>Demubelus</i> <i>Dicoelites</i> <i>Hibolithes</i>
	<i>Hibolithes</i> <i>Mesohibolites</i> <i>Neohibolites</i> <i>Parahibolites</i> <i>Rhaphibelus</i>	<i>Parahibolites</i>
	<i>Vaunagites</i>	<i>Somalibelus</i> <i>Vaunagites</i>
		<b>Dimitobelidae</b> <i>Patagonibelus</i>

Fig. 3. Families en genera die karakteristiek zijn voor drie faunaprovincies.

bied (Zuid-Duitsland, Oostenrijk, Zwitserland, Noord-Italië) zijn weinig recente gegevens voorhanden. We vinden: *Produvalia* (4), *Duvalia* (5), *Pseudobelus* (3), *Pseudoduvalia* (2), *Rhopaloteuthis* (10), *Curtohibolites* (2?) en *Hibolithes* (17). Van dit gebied zijn meestal fauna's uit de bovenste Jura en het onderste Krijt beschreven. In het algemeen is het Neocoom er slecht ontsloten of is het afzettingmilieu niet gunstig geweest. De beschreven fauna-elementen zijn vergelijkbaar met de westelijke en oostelijke associaties, maar de gegevens zijn te sporadisch om een goed beeld van de ontwikkeling te kunnen vormen.

### Fauna-uitwisseling

Interessant is het, om na te gaan of - en wanneer - er uitwisselingsmogelijkheden bestonden tussen de verschillende faunaprovincies. Dit biedt ons de mogelijkheid om de oorsprong van een bepaalde familie te achterhalen en om de "exacte" verspreiding en

migratie (Mutterlose, 1988) en evolutionaire veranderingen in een tijdsbeeld te plaatsen.

In tegenstelling tot bijv. ammonieten (Kemper et al., 1981; Hoedemaeker, 1995; e.a.) blijkt migratie van belemnieten tussen verschillende faunaprovincies relatief weinig voor te komen en beperkt te blijven tot soorten (dus geen genera of families). Voorbeelden van typisch Mediterrane vertegenwoordigers die gemigreerd zijn naar het Boreale gebied zijn *Duvalia lata* en *Berrasibelus exstinctorius*, die in Noordwest-Duitsland en Noordoost-Engeland zijn aangetroffen (Mutterlose, 1979). Toen deze soorten in het Boreale rijk optraden, kwamen ze niet meer voor in de West-Mediterrane subprovincie, echter nog wel in de Oost-Mediterrane subprovincie (Azerbeidzjaan, Bulgarije, Georgië). De oorzaak van het verschil in voorkomen van deze soorten in beide gebieden is helaas nog onbekend. Omgekeerd zijn enkele uitgesproken

Boreale vertegenwoordigers gevonden in de Mediterrane provincie. Zo is een belemniet van de Praeoxyteuthis-groep gevonden in het Barrémien in Bulgarije (Stoyanova-Vergilova, 1970) en in het bovenste Hauterivien in Georgië (Keleprishvili, 1990). Ook is een belemniet van de Boreaal-Atlantische Aulacoteuthis-groep aangetroffen in het Onder-Barrémien in de Oekraïne (Kulchisky & Pasternak, 1971) met mogelijkereeds eveneens de verschillende subspecies van *Hibolithes jaculoides*.

De typische Tethys-familie van de Duvaliidae had naar alle waarschijnlijkheid zijn oorsprong in het West-Mediterrane deel van het Tethys-rijk en kon daarvandaan naar de zuidelijke provincies (Madagaskar en Indo-Pacifische) migreren en evolueren. Zo vinden we in het oorsprongsgebied, de Mediterrane provincie, van de *Produvalia*-/*Duvalia*-groep meer dan 30 soorten, terwijl in de Madagaskar-provincie maar ongeveer 10 soorten (deels endemisch) worden gevonden en in de Indo-Pacifische provincie nog slechts 4 soorten (alle endemisch).

Volgens Hoedemaeker (1995) kunnen we in het Neocoom acht perioden onderscheiden waarin theoretisch uitwisseling mogelijk was tussen het Tethys-rijk en het Boreale rijk. Voor belemnieten deed de belangrijkste uitwisselingsmogelijkheid zich blijkbaar voor in het jongste Onder-Valanginien en in het Boven-Hauterivien. Volgens de vondsten migreerden tijdens die laatste uitwisselingsfase de door Mutterlose (1979) vermelde Duvaliidae naar het Boreale rijk. Bovendien komen er in beide genoemde perioden varianten van *Hibolithes jaculoides* voor in het Mediterrane gebied. Het jongste Onder-Valanginien is waarschijnlijk een relatief koele periode geweest. We zien dat in die periode de grens tussen het Boreale rijk en het Tethys-rijk zuidwaarts verschoof (Hoedemaeker, 1990). Deze zuidelijke uitbreiding van het Boreale rijk bereikte naar climax waarschijnlijk tijdens het onderste Boven-Hauterivien. Vooral in de Boreaal-Atlantische provincie zien we in die periode een relatief grote toevoer van soorten uit het Tethys-rijk.

Deze momenten in de aardgeschiedenis representeren perioden waarin het

oppervlak van de zee in verhouding tot het landoppervlak het grootst was. Het lijkt erop, dat een fauna-uitwisseling van het Tethys-rijk naar het Boreale rijk alleen mogelijk was tijdens extreem hoge zeespiegelstanden. Alleen onder die omstandigheden kon het warme Tethys-water over barrières heen in het koudere gebied doordringen.

Mutterlose (1988) stelt, dat vooral in stratigrafisch opzicht lang levende genera neigden tot migratie, in tegenstelling tot de kort levende soorten (vaak endemische vormen). De migratie onder de relatief lang levende belemnieten is echter, zeker vanuit het Tethys-gebied naar het Boreale gebied, vrij beperkt gebleven in het besproken tijdvak, dit in tegenstelling tot de migratie van veel korter levende ammonieten.

### Summary

A brief communication elucidates the paleo-biogeography of belemnites, their mode of life and behaviour, during the Late Jurassic and Early Cretaceous. Special attention is paid to the Thethyan area.

### Adres van de auteur

Geertkerkhof 14bis  
3511 XC Utrecht

### Literatuur

- Basov, V.A. e.a., 1972. The problem of continental drift during the Jurassic and Cretaceous in the light of palaeogeographical data: 257-264. 24th Int. Geol. Congress. Canada, Montreal, 1972.
- Combémourel, R., 1988. Les belemnites de Madagascar. Doc. Lab. géol. Lyon, 104: 5-239.
- Challinor, A.B., 1991. Belemnite successions and faunal provinces in the southwest Pacific, and the belemnites of Gondwana. BMR Journ. Austr. Geol. Geoph., 12: 301-325.
- Doguzhayeva, L.A. & G.K. Kabanov, 1990. Microstructure and functional interpretation of the rostrum of the Cretaceous belemnoid *Neohibolites* (Mollusca, Cephalopoda, Coleoidea). 227-230. Dokl. Akad. Nauk SSSR, 311(6): 1453-1455.
- Gustomesov, V.A., 1974. The shape and functions of the rostrum in the Belemnoidea. Paleont. Journ., 4: 479-485.
- Gustomesov, V.A., 1975. The furrows, commissure and fissure on belemnoid rostra and an interpretation of their biological significance. Paleont. Journ., 3: 316-322.
- Hoedemaeker, Ph.J., 1990. The Neocomian boundary of the Tethyan Realm based on the distribution of ammonites. Cretaceous Res., 11: 331-342.
- Hoedemaeker, Ph.J., 1995. Ammonite evidence for long-term sea-level fluctuations between the 2nd and 3rd order in the lowest Cretaceous. Cretaceous Res., 16: 231-241.
- Keleprishvili, S.G., 1990. Stratigrafisch belang en levensomstandigheden van Onder-Krijt belemnieten in Georgië. (in Russ.) Dissertatie: 1-19.
- Kemper, E. e.a., 1981. Ammonites of Tethyan ancestry in the early Lower Cretaceous of NW Europe. Palaeontology, 24: 251-311.
- Krimholz, G.J. e.a., 1973. L'évolution des Bélemnites à la fin du Jurassique et au début du Crétacé. Colloque sur la limite Jurassique-Crétacé. Lyon-Neuchâtel. Mém. BRGM, 86: 207-212.
- Krimholz, G.J., 1992. Slits in the rostra of belemnites. Palaeont. Journ., 26(3): 124-127.
- Kulchizky, J.O. & Pasternak, S.I., 1971. Stratigraphy and fauna of the Cretaceous system of the Sukhov and the Rakhov zones in the Ukrainian Carpathians. Palaeont. Sbornik, 8: 63-70.
- Mutterlose, J., 1979. Vertreter der Unterfamilie Duvaliinae Pavlow (Belemnitida) aus dem Hauterive (Unter-Kreide) von NW-Europa. In: Int. Un. Geol. Sc., Series A, 6: 121-127. Aspekte der Kreide Europas. Wiedmann, J. (Ed.)
- Mutterlose, J. e.a., 1983. Zur Paläobiogeographie von Belemniten der Unter-Kreide in NW-Europa. Zitteliana, 10: 293-307.
- Mutterlose, J., 1988. Migration and evolution patterns in Upper Jurassic and Lower Cretaceous belemnites. In: Wiedmann, J. & Kullmann, J. (Eds.), Cephalopods - Present and past, 525-537, Stuttgart.
- Naef, A., 1922. Die fossilen Tintenfische. Fischer Verlag, Jena, 1-322.
- Späth, M., 1975. Zur Frage der Schwimmverhältnisse bei Belemniten in Abhängigkeit vom Primärgefüge der Hartteile. Paläont. Zeitschr., 49(3): 321-331.
- Stevens, G.R., 1963. Faunal realms in Jurassic and Cretaceous belemnites. Geological Mag., 100(6): 481-497.
- Stevens, G.R., 1965. The Jurassic and Cretaceous belemnites of New Zealand and a review of the Jurassic and Cretaceous belemnites of the Indo-Pacific Region. Palaont. Bull. New Zealand geol. Surv., 36: 1-231.
- Stevens, G.R., 1973. Cretaceous belemnites. In: Hallam, A. (ed.), Atlas of Palaeogeography: 385-404. Elsevier, Amsterdam.
- Stoyanova-Vergilova, M., 1970. Les fossiles de Bulgarie. IVa Crétacé inférieur. Belemnitida. Acad. Bulg. Sc., 1970: 1-72.

## Rectificatie

In het vorige nummer van Grondboor & Hamer, in het artikel "De ordovicische sponzenfauna uit Nederland en het Duitse grensgebied", zijn helaas enkele fouten geslopen in het bijschrift van Fig. 9 op pagina 88. Hiervoor onze verontschuldiging.

De correcte tekst luidt als volgt:

AUL	= Aulocopium aurantium
AST	= Astylospongia praemorsa Astylomanon praemorsa
C.g	= Carpospongia globosa
HIN	= Hindia sphaeroidalis
C.j	= Caryospongia juglans
SY	= Syltrochos pyramidoidalis
AR/C	= Archaeoscyphia baltica Calycocoeilia typicalis
HUD	= Hudsonospongia cyclostoma
C.di	= Caryospongia diadema
C.ca	= Carpospongia castanea
C.co	= Carpospongia conventzi
C.l	= Carpospongia langei
C.e	= Caryospongia edita
AUL.pa	= Aulocopella sp.
Dt	= Diotricheum vonhachti
Vk	= Vankempenia erratica

De redactie

