

Zur Phylogenie der germanischen Ceratiten

SIEGFRIED REIN, Erfurt-Rhoda

1. Einleitung

Unser Wissen über den feinstratigraphischen Aufbau des Hauptmuschelkalks in Thüringen ist immer noch sehr mangelhaft. Der Grund liegt in seiner, in der Vergangenheit für gering eingeschätzten bergbaulichen Bedeutung. Außer kleinen, meist gemeindeeigenen Aufschlüssen zur Gewinnung von Werksteinen bzw. Branntkalk standen lediglich kurzzeitig zugängliche Rohrleitungsgräben und Baugruben zur Profilaufnahme zur Verfügung (u.a. MÜLLER 1950, WIEFEL & WIEFEL 1980). Eine Parallelisierung der Schichtglieder war ohne verfügbare Leitbänke nur mit Ceratiten bedingt möglich. Das änderte sich mit der umfangreichen Erschließung der Ressourcen des Oberen Muschelkalks zur Schottergewinnung (RENA - Schotterwerke Troistedt und Bischofroda), sowie der Massenentnahme für den Ausbau der A4 (Mühlberg, Isseroda, Legefeld). Die in kürzester Zeit entstandenen Aufschlüsse ermöglichten erstmalig die Aufnahme lithologischer Gesamtprofile vom Trochitenkalk bis zur Keupergrenze in Thüringen.

Sie waren die Voraussetzung zur Erstellung eines **schematisierten Idealprofils** des Thüringer Hauptmuschelkalks zwischen Eisenach und Weimar im Erfurter Naturkundemuseum. Es bildet den maßstäblichen Hintergrund der Wand mit der Ceratitenentwicklung. Grafik und Text am Modell erläutern die Aspekte der unterschiedlichen Sedimentationsprozesse während der Transgressions- und Regressionsphase. Die sich dabei ständig verändernden ökologischen Gegebenheiten unter Flachmeerbedingungen erlauben Rückschlüsse auf insgesamt instabile Lebensräume. Vor diesem maßstäblichen Hintergrund heben sich die zeitrelevanten phylogenetischen Entwicklungsstadien der germanischen Ceratiten in Originalgröße plastisch ab. Ihre spezielle Entwicklungsgeschichte wird nachfolgend erläutert.

2. Das Erfurter Ceratitenprofil

Obwohl die Ceratiten zu den beliebtesten Sammelobjekten gehören und bereits seit über 300 Jahren (LACHMUND 1669) publiziert werden, entstand die erste Ceratiten-Monographie von PHILIPPI erst 1901. Steinkernerhaltung und große Variabilität erschweren ihre systematische Bearbeitung. Während seit RIEDEL (1916) die biostratigraphische Bedeutung für eine Zonen-Gliederung nach Ceratiten unbestritten ist, bleiben alle Versuche einer exakten taxonomischen Zuordnung so vielgestaltig und wechselhaft, wie die Vielzahl der Formen. Besonders deutlich wird der subjektive Charakter dieser Problematik an den bislang erstellten Stammbäumen (Stammsträuchern) sichtbar. Sie zeigen vermutete Verwandtschaftsbeziehungen ausgesuchter Morphotypen mit Gattungs-, Untergattungs-, Art- und Unterartstatus (Typologisches Artkonzept).

Auf eine derartige Diagnosevielfalt wird beim Erfurter Phylogenie Modell bewußt verzichtet und lediglich die **Variationsbreite** gleichaltriger Zonenceratiten aufgezeigt. Dabei nimmt jeweils die Intensität der frühontogenetisch gebildeten Skulptur von der linken Seite nach rechts ab. Dieser Verfahrensweise liegt umfangreiches Belegmaterial aus Massenaufsammlungen (> 1000 Individuen) zugrunde. Bei derartigen Populationsanalysen werden jeweils Übergänge verschiedener Altersstufen und „Taxa“ sichtbar, die bei der Bewertung von Ein-



zelindividuen nur schwer erkennbar sind. Die statistische Erfassung und Auswertung wird noch geraume Zeit in Anspruch nehmen. Detaillierte Ergebnisse sind deshalb noch nicht eingearbeitet. Desweiteren wird aus der relativierten zeitlichen Abfolge von Zone zu Zone, mit seinen morphologischen Veränderungen der jeweilige **Entwicklungstrend** verdeutlicht. Ein Zusammenhang mit den ständig schwankenden Umweltbedingungen (ökologische Faktoren) ist zu erkennen. Die taxonomische Ansprache beschränkt sich auf den jeweiligen **Artbegriff** **des namengebenden Zonenceratiten** und umfaßt alle zeitgleich auftretenden Formen.

3. Kurzbeschreibung der Zonen-Ceratiten

3.1. Ceratiten der „*atavus/flexuosus*“-Zone von 2-8 m über *Tetractinella*-Bank

Die meist überlange Wohnkammer ($>180^\circ$) fällt durch ihre ungewöhnliche Windungshöhe ($W < 65\%$; $S > 50$) auf. Hinzu kommt ein sehr steiler Nabeinfall bei engem bis sehr engem Nabel und einer ungewöhnlichen Endgröße ($D_e > 80$ mm, Durchschnittswert von 30 Exemplaren). Die Wohnkammerskulptur ist nicht dichotom sondern flexuos gefächert; d.h. es sind jeweils mehr laterale Skulpturelemente als marginale vorhanden. Häufig ist auch die Ventralseite skulpturiert mit einer Tendenz zur Ringrippigkeit. Der Phragmokon ist schwach bis kräftig dichotom beknotet und die Sättel der Lobenlinie mehr oder weniger stark gekerbt (ammonitische Sutura). Die gesamte Morphologie ist untypisch für Ceratiten!

Besonderheiten: Der Aufschluß RENA - Troistedt lieferte erstmalig horizontiertes Material das den von PHILIPPI 1901 mit *Ceratites flexuosus* bezeichneten Ceratiten in Form und Größe entspricht. Es gibt keine Fundhorizonte wie in Neckarrems (URLICH & MUNDLOS 1980), sondern Einzelfunde gleichmäßig über einen Schichtkomplex von 6 m verteilt.

3.2. Ceratiten der *pulcher*-Zone - (3-4 m)

Die auf 180° reduzierte Wohnkammer besitzt die Phragmokon-Skulptur der flexuos Ceratiten. Die mäßig engnabigen Formen erscheinen gerundet ($W > 65$, $S < 50$, Gehäusetyp aller Ceratiten). Die Grundskulptur ist dichotom und kann als Knötchen bis scharfkantige Fältchen ausgebildet sein oder ganz fehlen. Die Sutura ist ceratitisch, d.h. die Sättel sind glatt.

Besonderheiten: Die Ceratiten der *pulcher* Zone sind die z. Zt. am schlechtesten dokumentierten Ceratiten Thüringens.

3.3. Ceratiten der *robustus*-Zone - (4-7 m)

Die Variationsbreite reicht von kräftig dichotomer Skulptur, vom Nabel aus wulstig mit Tendenz zur Skulpturabschwächung auf der Wohnkammer bis zu völliger Skulpturlosigkeit. Die Nabelweite wird variabel.

Besonderheiten: Durch eine Massenaufsammlung von über 1000 Exemplaren (s. GENSEL 1988; 1989; REIN 1988b) ist ihre statistische Analyse gesichert.

3.4. Ceratiten der *compressus*-Zone - (1-2 m, im Liegenden der *Spiriferina*-Bank)

Das Zonenmerkmal ist die Umstellung von der robusten Dichotomskulptur der Wohnkammer auf die flach an die Marginalkante ziehenden Einfachrippen (nodose Skulptur).

Besonderheiten: Es ist ein allmähliches Hinüberwachsen - kein Formensprung, wobei der Anteil der *robustus* -artigen im Schichtverlauf abnimmt und der *evolutus* -artigen immer mehr zunimmt. Auch von dieser Zone liegt eine Populationssammlung mit über 1000 Exemplaren vor.

3.5. Ceratiten der *evolutus*-Zone - (4-6 m)

Die variablen Einfachrippen reichen auf der Wohnkammer bis an die Marginalkante. Sie können stumpf, scharfrückig, eingedellt oder bedornt sein. Der Phragmokon kann schwach dichotom aber auch nodos skulpturiert sein, der Nabel ist i. d. R. sehr weit (= evolut).

Besonderheiten: Es sind zwischen allen Typen Übergangsformen ausgebildet.

3.6. Ceratiten der *spinus*-Zone - (9-12 m) *Reticulata*-Bank im unteren Drittel

Die sehr variablen Einfachrippen auf der Wohnkammer können bedornt, durchgehend oder eingedellt sowie scharfrückig sein. Die Rippenspitzen reichen z.T. über die Höhe der Mar-

ginalkante. Der Phragmokon kann kräftig dichotom, nodos oder glatt skulpturiert sein. Das Gehäuse wirkt bei reduzierter Nabelweite kompakter als das der evoluten Ceratiten.

Besonderheiten: Zur statischen Auswertung stehen >5000 Ceratiten einer Population zur Verfügung.

3.7. Ceratiten der *postspinosus*-Zone - (2-3 m)

Gehäuse und Skulptur wie bei Ceratiten der *spinosus*-Zone, sehr große Individuen besitzen eine aufgeblähte Wohnkammer mit wulstigen Rippen und abgeschwächten Dornen.

Besonderheiten: Einzelexemplare erreichen Übergrößen bis 26 cm.

3.8. Ceratiten der *enodis/posseckeri*-Zone (0,5-1,5 m), Ton unter *Cycloides*-Bank

Gehäuse und Skulptur wie bei den Ceratiten der *robustus*-Zone, nur etwas größer.

Besonderheiten: Einzige scharf abzugrenzende Zone, ähnlich einem Faunenschnitt.

3.9. Ceratiten der *praenodosus*-Zone - (7-9 m)

Die Ceratiten der unteren *praenodosus*-Zone ähneln in Gehäusebau und Skulptur den Ceratiten der *compressus*, *evolutus* und *spinosus*-Zone. Im oberen Zonenabschnitt werden jedoch die Einfachrippen wulstiger und das Gehäuse kompakter (Querschnittszunahme).

Besonderheiten: Der von HAGDORN & SIMON (1989) geprägte Zonenbegriff wird verändert angewandt, versteht sich insgesamt für „vor dem nodosus“ kommend und ist nicht auf den enggefaßten *C. praenodus* WENGER bezogen. Die Ceratitenformen dieser Zone sind bislang ungenügend publiziert.

3.10. Ceratiten der *nodosus*-Zone - (ca. 7 m) zwischen Saurierkalkbank und Glaukonitbank

Die Skulptur ist durchgehend nodos, auf der Wohnkammer wulstig und auf dem Phragmokon i.d.R. dicht stehend, aber schwach dimensioniert. Das Gehäuse wirkt kompakt gerundet.

Besonderheiten: Die Variabilität erscheint gering.

3.11. Zone der Discoceratiten - (ca.7 m) im Hangenden der Glaukonitbank beginnend

Durch eine „Streckung der Ontogenie“ (abgeändert nach PHILIPPI 1901) werden die Innenwindungen immer weiter auf Übergröße vorgebaut. Dabei wird das Gehäuse schmalrückiger. Das hat zur Folge, daß die ventralen Elemente der Lobenlinie jeweils weiter auf die Lateralseite verlagert werden.

Besonderheiten: In Thüringen endet die Entwicklung der Ceratiten mit *C. (D.) dorsoplanus*, *C. (D.) meißnerianus* und *C. (D.) semipartitus* als Endglieder der germanischen Ceratitenentwicklung wurden im Thüringer Becken noch nicht gefunden. Sie stehen deshalb außerhalb des Modells.

4. Erkenntnisse und Deutungen

4.1 Phylogenetische Entwicklung in Phasen

Eine Besonderheit der phylogenetischen Entwicklung der Ceratiten ist die gleichzeitige Veränderung ihrer Gehäusemerkmale von Zone zu Zone. Dieser Vorgang ist keineswegs kontinuierlich, sondern verläuft phasenweise und kann mit bestimmten Sedimentationsbedingun-

gen parallelisiert werden. Er wäre somit als Ergebnis der Reaktionen der Individuen in den Populationen an die sich jeweils ändernden ökologischen Bedingungen zu interpretieren. Diese Anpassung der Organismen an die relative Stabilität der Umwelt erfolgt durch Veränderung ihrer biologischen Lebensstrategien. Dabei spielen vor allem evolutive Veränderungen im zeitlichen Verlauf der Individualentwicklung eine entscheidende Rolle. Besonders bedeutsam ist der Zeitpunkt des Eintretens der Geschlechtsreife und die Variation dieser Reifephase (GOULD 1980). Diese als Pädomorphose (d.h. das Erhaltenbleiben von Merkmalen jugendlicher Stadien der Vorfahren in späteren Stadien der Nachkommen) bezeichneten Vorgänge, werden von den germanischen Ceratiten in mehreren Phasen lehrbuchmäßig demonstriert.

Flexuose Phase

Da bis jetzt weder Herkunft noch Stammart der neu in das Muschelkalkmeer eingewanderten Populationen mit flexuosen Merkmalen exakt nachgewiesen (URLICHS & MUNDLOS 1980 u.a.) ist, unterbleibt jegliche diesbezügliche Deutung. Auf ihre „Fremdartigkeit“ wurde bereits bei ihrer Kurzbeschreibung (3.1) hingewiesen.

Ungewöhnliche Wohnkammernmorphologie (Überlänge >180°, Windungszunahme <65, Scheibenzunahme >50, flexuose Skulptur, Tendenz zur Ringrippigkeit, steiler Nabeinfall), Tendenz zu ammonitischer Lobenlinie sowie die ungewöhnliche Durchschnittsgröße, zeigen ihre eigenständige Gehäusemorphologie. Lediglich der Phragmokon ist mit seiner unterschiedlich kräftig ausgebildeten Dichotomskulptur ceratitentypisch.

Formeln für die Maßwerte: Windungszunahme $W = (H_2 : H_1) \times 100$ und Scheibenzunahme $S = (H_1 : D_E) \times 100$

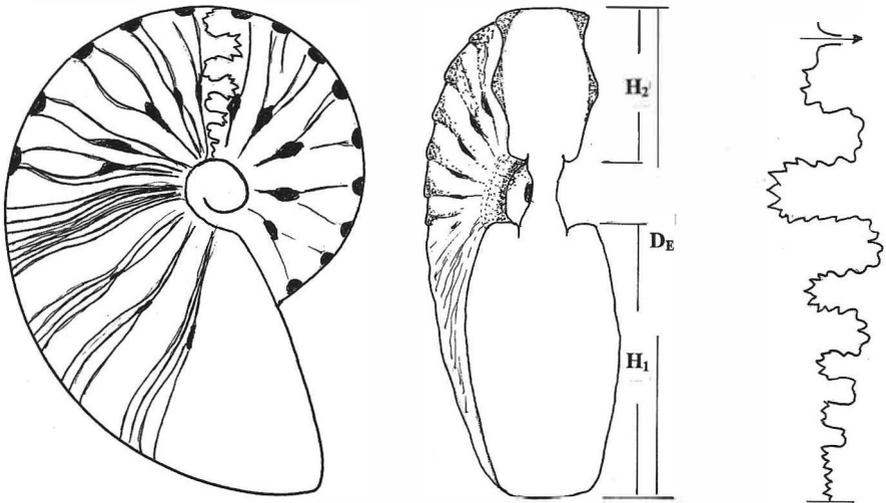


Abb. 2: Flexuose Phase

Auffallend ist, daß diese Merkmale der Einwanderer -Populationen überraschend lange beibehalten werden (mindestens 6 m Profil in Troistedt). Das läßt den Schluß zu, daß die vorgefundenen Lebensbedingungen ihrem Anspruch geraume Zeit genügen.

Dichotome Phase

Die geringe Funddichte und ungenaue Horizontierung der Belege aus der unteren *pulcher*-Zone erlauben z.Zt. keine exakte Aussage, zu welchem Zeitpunkt und wie schnell der morphologische Wechsel zur dichotomen Grundskulptur stattfand. Die Meßwerte „S“ und „W“ deuten an, daß der Wandel in die kleineren *pulcher* Phänotypen durch die Reduzierung der flexuosen Alterswohnkammer initiiert und auf die ontogenetisch frühere dichotome Entwicklungsstufe vorverlegt wird. Das entspräche einer relativen Beschleunigung (Akzeleration) des Reifestadiums (vergleichbar mit der Progenese der Ceratiten der *enodisposseckeri*-Zone) und könnte als erste Anpassungserscheinung an weitgehendere ökologische Veränderungen gedeutet werden (fortschreitende Transgressionsphase). Ob diese Umstellungsphase allmählich vonstatten ging oder Folge eines Ereignisses war, ist wegen des zu geringen Belegmaterials nicht nachzuvollziehen und deshalb rein spekulativ.

Mit der dichotomen (bis lateral glatten) Skulptur, dem gerundeten Gehäuse ($S < 50$, $W > 65$), einer auf 180° begrenzten Wohnkammer und einer Lobenlinie mit glatten Sätteln (ceratitische Lobenlinie) ist der Grundbauplan der germanischen Ceratiten vorgegeben.

Auf die genealogische Abstammung von den flexuosen Vorfahren deuten in der weiteren phylogenetischen Abfolge immer wiederkehrende Merkmalskomponenten in rezessiver Form (Skulpturvarianten, Lobenlinie).

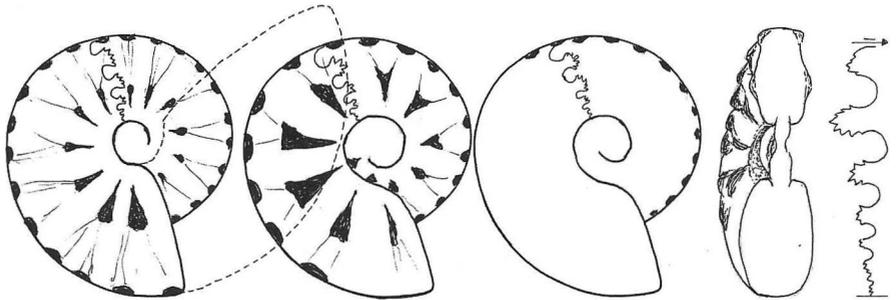


Abb. 3: Dichotome Phase

Erste nodose Phase

Der Wechsel von der dichotomen (bis glatten) Skulpturierung zur Bildung von Einfachrippen (nodose Skulpturierung) vollzieht sich allmählich in der *compressus*-Zone. Anfangs werden Lateralwülste dergestalt verlängert, daß sie flach gegen die Marginalkante auslaufen. Es können jedoch auch Marginalknoten mit Lateralwülsten verschmelzen, dann entstehen eingedellte

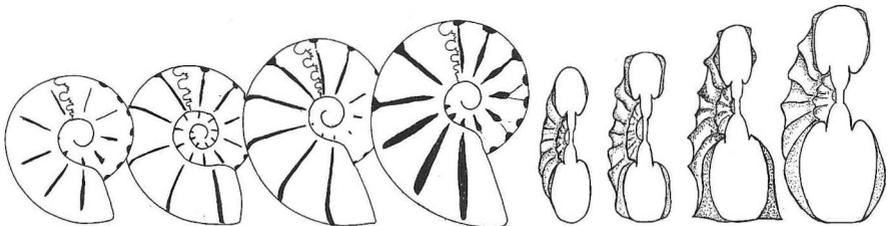


Abb.4: Erste nodose Phase

Einfachrippen die bereits die Marginalkante erreichen. Die unterschiedlichen jugendlichen Skulpturstadien bleiben fast unverändert und werden lediglich von den an Größe zunehmenden nodos berippten Gehäuseabschnitten überwachsen. Die Rippen werden i.d.R. domriger, das Gehäuse kompakter und immer größer (Endgröße bis 26 cm; Copesche Regel). Diese Entwicklung verläuft kontinuierlich bis zur *postspinus*-Zone und fällt zeitgleich in die maximale Transgressionphase. Dabei wird offensichtlich das Individualalter erhöht und die Geschlechtsreife später erreicht oder länger beibehalten. Wie echte Epöken belegen, dürfte sich das Gehäusewachstum selbst nicht beschleunigt haben.

Progenetische Phase

In der Zeit des angenommenen Wechsels von maximaler Transgression zu beginnender Regression, wird die evolutionäre Entwicklung der Ceratiten abrupt unterbrochen. Die großen nodos berippten postspinosen Ceratiten werden in der *enodis/posseckeri*-Zone übergangslos durch kleine, dichotome Jugendformen, abgelöst. Sie sind den Ceratiten der *robustus*-Zone zum Verwechseln ähnlich (REIN 1996b).

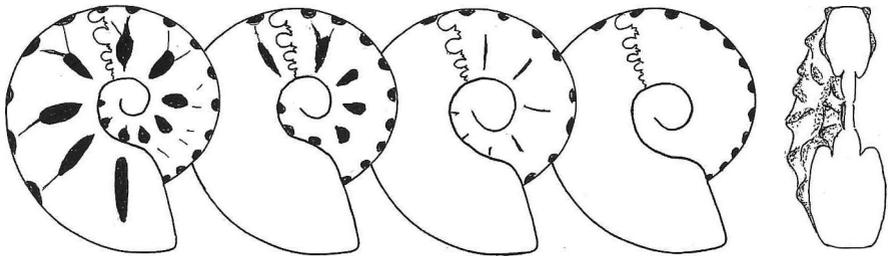


Abb. 5: Progenetische Phase

Dieser Formenschnitt ist in der Ceratitenentwicklung einmalig und deutet ursächlich auf ökologische Grenzbelastungen hin. Die Frühreife der Ceratiten (z.T. unvermittelt einsetzende Lobendrückung bei *C. enodis* bis *C. posseckeri*) wurde ursprünglich vom Autor (REIN 1988a,b) unter Vorbehalt auf Neotenie, d.h. auf Verlangsamung der somatischen Entwicklung, zurückgeführt. Aus neuerer Sicht erscheint eine progenetische Deutung der Frühreife plausibler. „Bei Progenese behalten Nachkommen die juvenile Morphologie der Vorfahren, da die Ontogenie durch die vorzeitige Geschlechtsreife beendet wird. Progenetische Organismen sind r-selektioniert auf schnelle Reifung in unvorhersagbar schwankenden Umwelten“ (GOULD 1980). „r-Selektion“ ist ein Begriff der theoretischen Populationsökologie und wird u.a. auf ökologische Situationen bezogen, wo aufgrund instabiler Umweltbedingungen die Population am besten überlebt, die soviel Nachkommen als möglich hervorbringt (LÖTHER 1983).

Diese Vorstellung wird durch den Umstand untermauert, daß sich diese progenetische Phase faktisch auf einen deutlich begrenzten Zeitraum beschränkt und mit einem weiteren ökologisch bedingten Ereignis, der Massenvermehrung von *Coenothyris cycloides*, sichtbar in der *Cycloides*-Bank, endet.

Im Hangenden der *Cycloides*-Bank beginnt die **zweite nodose Phase**.

Sie ähnelt der ersten nodosen Phase, denn auch hier werden die jugendlichen skulpturellen Stadien durch die an Größe und Kompaktheit zunehmenden nodosen Gehäuseabschnitte überwachsen. Die Variabilität der Formen wird jedoch, im Gegensatz zur ersten nodosen Phase, mit dem Größerwerden der Gehäuse immer geringer. Das Alter der Individuen nimmt zu. Die

Sedimentationsprozesse verändern sich mit zunehmender Regression dergestalt, daß der Kalkanteil immer weiter zugunsten der Tonanteile zurückgeht.

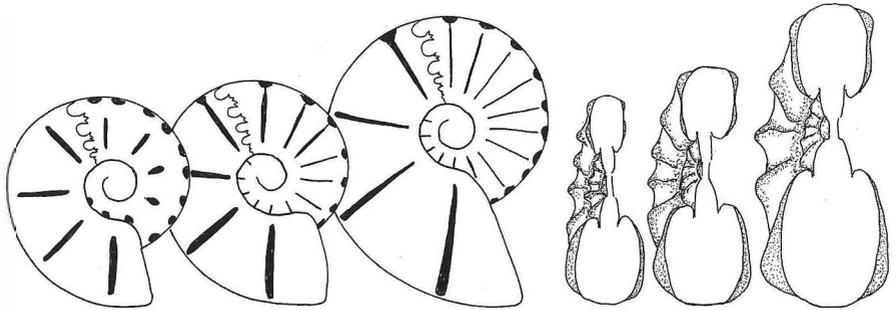


Abb. 6: Zweite nodose Phase

Hypermorphose Phase

Mit den Veränderungen der ökologischen Bedingungen (immer umfangreichere Ton-Sedimentation) einher geht eine neue Überlebensstrategie der Discoceratiten. Sie wird an zwei Besonderheiten am äußeren Erscheinungsbild sichtbar; ungewöhnliches Größenwachstum und durch zeitliche Streckung der schwach skulpturierten frühontogenetischen Gehäusespirale. Dadurch wird das Gehäuse bis zur Endwohnkammer insgesamt schmäler, größer und relativ schwerer. Dieser Anpassungsprozeß könnte aus der Sicht der Pädomorphose mit einem relativen Hinauszögern (Hypermorphose) oder Verlängern der Geschlechtsreife gedeutet werden.

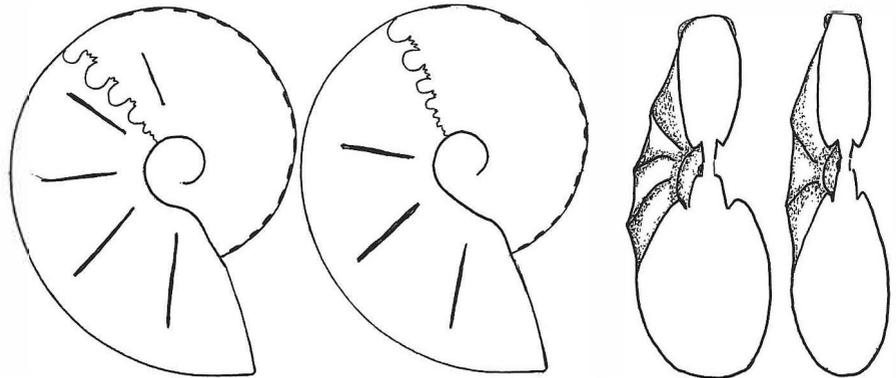


Abb. 7: Hypermorphose Phase

4.2. Zum Status subadulter Ceratiten

Die auf WENGER 1956 zurückgehende Vorstellung einer von der *robustus*-Zone bis zur *enodis/posseckeri*-Zone durchgehenden dichotomen Großart dürfte auf einem Irrtum beruhen. Die Ceratitenliteratur beschreibt fast ausschließlich erwachsene Individuen. Juvenile und sub-

adulte Organismen sind kaum bekannt gemacht (REIN 1993), obwohl sie bis 95% einer Ceratitenpopulation ausmachen (REIN in Vorb.). Es bleibt ein Phänomen, daß Steinkerne adulter Individuen häufig bis zur Anfangswindung erhalten sind, jugendliche Gehäuse nodoser Ceratiten dagegen nur selten fossilisiert werden. Ist in Ausnahmefällen trotzdem ein frühontogenetisches Stadium als Steinkern erhalten, so wirkt es unter den ausgewachsenen Individuen wie ein Fremdwesen. Da es sich bei den Phänotypen der Großart *Ceratites (Doloceratites) armatus armatus* WENGER bzw. *Ceratites (Doloceratites) muensteri muensteri* URLICHS & MUNDLOS (1987) aus der *compressus* bis *postspinus*-Zone um subadulte Individuen zu handeln scheint, sind sie im Modell nicht berücksichtigt.

4.3. Zonenübergreifende Artverfolgung?

Die morphologischen Unterschiede zeitgleicher Individuen sind in jeder Zone beträchtlich. Sie treten in der *robustus*-Zone und *enodis/posseckeri*-Zone am deutlichsten (völlig glatt bis stark skulpturiert) hervor. Gleiches gilt für die phänotypischen Veränderungen von Zone zu Zone. Trotz prägnanter äußerer Unterschiede bereiten jedoch seither die fließenden Übergänge der Formen schier unlösbare Probleme beim Versuch einer exakten Zuordnung in taxonomische Einheiten. Es ist bezeichnend, daß sich dieses Dilemma mit wachsender Menge an Belegmaterial vergrößert. Bisher erfolgt die taxonomische Untergliederung der Ceratiten willkürlich mit einem typologischen Artkonzept. Inwieweit es im Verlaufe der Ceratitenentwicklung tatsächlich zu Speziationen (Artaufspaltungen) kam, oder ob es sich um eine einzige evolutionäre Art (s.a. WILLMANN 1985) handelt, kann vielleicht die statistische Bearbeitung der Populationsfunde klären.

Dank

Das Thüringer Idealprofil des Oberen Muschelkalks mit dem Phylogenesemodell der germanischen Ceratiten ist das Ergebnis einer Gemeinschaftsarbeit. Für die Hilfe bei den Profilaufnahmen danke ich den Herren R. Ernst (Göttingen), W. Ockert (Ilshofen) und U. Vath (Gleichen-Reinhausen). Belegmaterial zur Anfertigung der Ceratitenduplikate stellten mir dankenswerterweise die Herren D. Baumgarte (Kassel), P. Cramer (HM Ohrdruf), P. Gensel (Weimar), Dr. h.c. H. Hagdorn (MM Ingelfingen), Dr. Mey (NHM Rudolstadt), Dr. A. Lehmann (TUBAK Freiberg), M. Schulz (Großenlüder), O. Schuster (Heilbronn) und P. Thieme (Weimar) zur Verfügung. Besondere Verdienste bei der Klärung der stratigraphischen Eingliederung der flexuosen Ceratiten von RENA - Troistedt erwarben sich die Herren K. Ehrhardt (Jena), R. Ernst (Göttingen), P. Thieme (Weimar), U. Vath (Gleichen-Reinhausen) und S. Weiland (Jena-Cospeda). Und nicht zuletzt bedanke ich mich bei den Herren R. Schneider, R. Klein und T. Eckhardt von der Firma RENA (Recycling- und Naturstein GmbH Gießen) für die Unterstützung unserer Arbeit im Bruchgelände Troistedt.

Zusammenfassung

Das Phylogenesemodell der germanischen Ceratiten im Naturkundemuseum Erfurt zeigt zum einen die morphologische Vielfalt der Ceratiten auf Populationsebene, zum anderen werden die morphologischen Veränderungen der Populationsfolgen vor dem zeitrelevanten Hintergrund mit den Sedimentationszyklen des Oberen Muschelkalks in Thüringen sichtbar gemacht. Der phasenweise erfolgende phänotypische Wandel der Ceratiten wird als Reaktion der Organismen auf instabile Umweltbedingungen mit Paedomorphose gedeutet. Das Modell bleibt zwar offen für ein typologisches Artkonzept mit verschiedenen Speziationen, es favorisiert jedoch aus der Sicht der phylogenetischen Systematik die evolutionäre Entwicklung einer Art.

Summary

The phylogeny model of ceratites from the German Triassic displayed in the Museum of Natural History of Erfurt shows the morphological variety of the ceratites on population levels. Secondly the morphology changes of the succession of population are made visible in front of the time-relevant background showing the cycles of sedimentation in the Upper Muschelkalk of Thuringia. The phenotypical change of ceratites took place in several phases. As a reaction of the organisms towards instable environmental conditions it is interpreted as paedomorphosis. Although the model is open for a typological concept of species with various speciations it favours, however, the evolutionary development of a species from the position of phylogenetic systematics.

Literatur

- GENSEL, P. (1988): Geologisch-paläontologische Dokumentation des temporären Aufschlusses Klärwerk Tiefurt bei Weimar.-Veröff. Naturkundemuseum Erfurt, 7: 49-56, 5 Abb., 3 Tab., 2 Taf., Erfurt.
- GENSEL, P. (1989): Ein Fossilhorizont in der *robustus*-Zone des Hauptmuschelkalks bei Weimar.- Z. geol. Wiss., 17; 10: 981-987, 2 Abb., 1 Taf., Berlin.
- GOULD, S. (1980): Paläontologie plus Ökologie als Palökologie.- in: R. May: „Theoretische Ökologie“, Verlag Chemie, Weinheim
- HAGDORN, H. & SIMON, T. (1988): Geologie und Landschaft des Hohenloher Landes.- Forsch. aus Württemberg, Franken, 28, Jan Thorbecke Verlag Sigmaringen.
- LACHMUND, F. (1669): Oryktographia Hildesheimensis sive admirandorum fossilium quae.- bey J. Mülleri, Hildesheim, LÖTHER, R. (1983): Das Werden des Lebendigen.- Urania-Verlag, 144 S., 34 Abb., Leipzig, Jena, Berlin
- MÜLLER, A. H. (1950): Stratonomische Untersuchungen im Oberen Muschelkalk des Thüringer Beckens. - Geologica, 4: 1-74, 11 Taf., 10 Abb., Berlin.
- PHILIPPI, E. (1901): Die Ceratiten des oberen deutschen Muschelkalkes.- Paläont., Abh., Band 8, N.F., 4: 347-458, Taf. XXIV-LIV Jena.
- REIN, S. (1988a): Über die Stellung der Ceratiten (Ammonoidea, Cephalopoda) der *enodis/laevigatus*-Zone (Oberer Muschelkalk, Unterladin) Thüringens im Stammbaum der germanischen Ceratiten.- Freiburger Forschungsh., C, 101-112, Leipzig.
- REIN, S. (1988b): Die Ceratiten der *pulcher/robustus*-Zone Thüringens.- Veröff. Naturhist. Mus. Schleusingen, 3, 28-38, 2 Taf., 4 Abb., 7 Tab., Schleusingen.
- REIN, S. (1993): Juvenile Ceratiten aus dem Hauptmuschelkalk (Anis-Ladin, Mittel-Trias).- Veröff. Naturhist. Mus. Schleusingen, 7/8, 9-15, 1 Abb., 2 Taf., Schleusingen.
- REIN, S. (1996b): In memoriam August POSSECKER. Veröff. Naturkundemus. Erfurt, 15, 8-14
- RIEDEL, A. (1918): Beiträge zur Paläontologie und Stratigraphie der Ceratiten des deutschen Oberen Muschelkalks.- Jb. d. Preuß. geol. L. -A., 37 (f. 1916): 1-116, Berlin.
- URLICHS, M. & MUNDLOS, R. (1980): Revision der Ceratiten aus der *atavus*-Zone (Oberer Muschelkalk, Oberanien) von SW-Deutschland.- Stuttgarter Beitr. Naturk., B; 48: 1-42, 7 Abb., 4 Taf., Stuttgart.
- URLICHS, M. & MUNDLOS, R. (1987): Revision der Gattung *Ceratites* DE HAAN 1825 (Ammonoidea, Mitteltrias). I. Stuttgarter Beitr. Naturk., B; 128: 1-36, 16 Abb., Stuttgart.
- WENGER, R. (1957) : Die germanischen Ceratiten.- Palaeontographica, A, 108, 57-129, Taf. 8-20, 44 Abb., Stuttgart.
- WIEFEL, H. & WIEFEL, J. (1980): Zur Lithostratigraphie und Lithofazies der Ceratitenschichten (Trias, Hauptmuschelkalk) und der Keupergranze im östlichen Teil des Thüringer Beckens.- Z. geol. Wiss. 8 (8): 1095-1121, 7 Abb., 2 Taf., Berlin
- WILLMANN, R. (1985): Die Art in Raum und Zeit.- Verl. P. Parey, 207 S., 46 Abb., Berlin und Hamburg.

Anschrift des Autors:
Siegfried Rein
Hubertusstr. 69
99094 Erfurt-Rhoda

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Veröffentlichungen des Naturkundemuseums Erfurt \(in Folge VERNATE\)](#)

Jahr/Year: 1996

Band/Volume: [15](#)

Autor(en)/Author(s): Rein Siegfried

Artikel/Article: [Zur Phylogenie der germanischen Ceratiten 15-24](#)