

Zur Biologie der Ceratiten der *compressus*-Zone – Ergebnisse einer Populationsanalyse

SIEGFRIED REIN, Erfurt-Rhoda

Zusammenfassung

Die umfangreiche statistische Erfassung biologisch relevanter Daten von 1300 Individuen einer *compressus*-Population ermöglicht vielfältige Rückschlüsse auf ihre biologische Organisation. Ein ständiger Abgleich mit den Ergebnissen einer gleichartigen Populationsanalyse mit Ceratiten der *spinosus*-Zone (REIN 2003-05) legalisiert Aussagen zu Gemeinsamkeiten ihrer evolutionären Entwicklung. Zur Untersuchung des ontogenetischen Verhaltensmusters der Ceratiten erfolgte die Gruppierung der Individuen in fünf Größenklassen und wegen ihrer heterogenen Strategie im frühontogenetischen Gehäusebau die Trennung in zwei Morphen „E“ und „P“. Da die Septalfläche der Morphologie des apikalen Weichkörpers entspricht, sind die Septen elementare physiologische Informationsträger. Mit einem dafür entwickelten Meßschema konnten aus den beim Septenbau gespeicherten Informationen analoge ontogenetische Daten gewonnen werden.

Die Ontogenese der Dimorphen Ceratiten der *compressus*-Zone stimmt mit der Individualentwicklung der *spinosus*-Morphen in Thüringen überein. Ihr ontogenetisches Verhaltensmuster entspricht dem weiblicher und männlicher Individuen in rezenten Fortpflanzungsgemeinschaften. Die verwendeten Bezeichnungen „E“ und „P“ stehen deshalb bei germanischen Ceratiten für Sexualdimorphismus. Dieses Dimorphismusphänomen führt in zwei parallelen Entwicklungslinien durch die gesamte Ceratitenphylogenie und belegt auf diese Weise die Evolution einer Biospezies - *Ceratites nodosus*.

Mit der modellhaften „Normalverteilung“ signifikanter Skulpturmerkmale innerhalb der *compressus*-Population kann die Existenz einer biologischen Art überzeugend bestätigt werden.

Alle weiteren Taxa der germanischen Ceratiten werden damit zu Chronospezies und unterliegen als künstliche Arten nicht mehr den biologischen ICZN-Regeln.

Mit ihrem isochronen Verhalten ermöglichen die Ceratiten als biostratigraphische Leitfossilien eine lückenlose chronostratigraphische Schichtverfolgung im Oberen Muschelkalk. Deshalb bleiben die Chronospeziesbegriffe als paläontologisches Hilfsmittel für Geologen und Stratigraphen unersetzlich.

Summary

The biology of the Ceratites of the *compressus*-zone – results of analyses of a population.

The extensive inclusion of biologically relevant parameters of 1300 individuals of a *compressus*-population makes various conclusions possible concerning the biological organisation. A continuous adjustment with the results of an analogous population analysis of ceratites of the *spinous*-zone (REIN 2003-05) permits statements about a common evolutionary development. For the evaluation of ontogenetic behaviour patterns of ceratites the individuals have been split up into five size groups. In addition, because of a heterogeneous strategy as to their early stage shells these groups have been subdivided into type “E” and “P” morphs. Since the septal area corresponds to the morphology of the apical soft body the septa contain fundamental physiological information. Utilizing a measuring schedule especially developed for this purpose it has been possible to gain analogous data from information stored during formation of septa.

The ontogeny of the dimorphous ceratites of the *compressus*-zone is in agreement with the individual development of the *spinosus*-morphs in Thuringia. The individual ontogenetic behaviour pattern corresponds to that of male and female individuals of recent reproductive communities. The employed expressions “E” and “P”, therefore, are synonymous with a sexual dimorphism in Germanic ceratites. This phenomenon of dimorphism can be observed in two evolutionary lines throughout the entire phylogeny of ceratites and thereby furnishes evidence of

the evolution of a biospecies - *Ceratites nodosus*. With the exemplary "normal"- distribution of significant sculptural features within the *compressus*-population the existence of one biological species can convincingly be confirmed.

Consequently, all other taxa of Germanic ceratites must become chronospecies, and as artificial species are no longer subject to the biological ICZN-rules. Because of their isochronous behaviour the ceratites as biostratigraphic characteristic fossils make a complete chronostratigraphy of the Upper Muschelkalk possible. It is for this reason that the conception of the chronospecies as a palaeontological resource remains irreplaceable for geologists and stratigraphers.

Key words: Trias, Upper Muschelkalk, ceratites, biometry, population ecology, ontogeny, sexual-dimorphism, taxonomy, phylogeny, stratigraphy

1. Einleitung

Die umfassende statistische Bearbeitung einer großen Ceratiten-Population aus der *spinus*-Zone erbrachte aussagekräftige Rückschlüsse zum Verständnis ihrer biologischen Organisation (REIN 2003; 2004; 2005). Mit neuen statistischen Methoden konnte die Individualentwicklung zweier morphologisch eindeutig abgrenzbarer Individuengruppen analysiert werden. Das ontogenetische Verhaltensmuster dieser Dimorphen verändert das bisherige Bild von Biologie und Taxonomie der germanischen Ceratiten erheblich.

Die Gelegenheit zur analogen Populations-Analyse einer weiteren Ceratitenbiozone ergibt sich durch umfangreiches Belegmaterial aus einem Fundhorizont der *compressus*-Zone im Steinbruch der Fa. Bielefeld bei Erkeln. Mehr als 1500 Ceratiten wurden von Herrn Manfred Schulz (Großenlüder) in jahrelanger systematischer Sammeltätigkeit geboren, präpariert und uneigennützig dem Naturkundemuseum Erfurt übergeben. Weil die Auswertung der Informationen auf den gleichen morphologischen und biologischen Parametern und derselben statistischen Arbeitsweise basiert, sind vergleichbare Resultate zu erwarten. Erst die Gegenüberstellung der Ergebnisse wird zeigen, inwieweit die neuen Erkenntnisse zur Taxonomie, Biologie und Lebens-

weise mit dem Verhalten von Individuen einer weiteren großen Fortpflanzungsgemeinschaft bestätigt werden können.

2. Stratigraphie

Profil Erkeln mit Legende (Abb. 1)

Lithostratigraphie: Oberer Muschelkalk, Anis?, Meißnerformation.

Biostratigraphie: Mittlere *compressus*-Zone, erste nodose Phase (REIN 2001).

Im Profil Erkeln liegen rund 30% der *robustus*-Zone noch im Oberen Trochitenkalk. Die *compressus*-Zone beginnt 3,50 m über dem Trochitenkalk mit einer Trochiten führenden Schillkalkbank. Der Fundhorizont befindet sich 5,70 Meter über dem Topp des Oberen Trochitenkalkes und 2 Meter über der *robustus/compressus*-Biozonengrenze. Die reichlich Ceratiten führende 5-7 cm mächtige Lage ist horizontbeständig und kann bis zum 7,5 km entfernten Steinbruch Niesen exakt verfolgt werden. Die geschätzten Individuen auf dieser Fläche (>10 km²) vermitteln theoretisch den Eindruck von vielen Generationsfolgen in einer unvorstellbar großen vagil-benthisch organisierten Fortpflanzungsgemeinschaft. Sie wird in diesem Sinne als weitgehend panmiktische Population definiert (SEDLAG 1987).

Die 5 Meter umfassende *compressus*-Zone endet bei einem 30 cm mächtigen Intraklasten führenden Schillkalk. Belegt durch die Ceratitenführung entspricht er dem Horizont der *Spiriferina* - Bank, obwohl Trochiten und das Leitfossil *Punctospirella fragilis* fehlen. Durch Ceratiten bestätigt liegt im gleichen stratigraphischen Niveau des Weserberglandes die von ROSE (1986) bezeichnete „Hehlen-Bank alpha“. In Hauda wurde sie von BUSSE (1972) nicht mehr nachgewiesen.

3. Meßmethoden

Alle Meßwerte sind aus dem Schema ersichtlich, wobei die relevanten am Fettdruck zu erkennen sind. Die von WENGER (1957) angewandten Meßmethoden für Gehäuseparameter wurden nur teilweise übernommen. Mit neuartigen vom Phragmokon stammenden Werten besteht zusätzlich die Möglichkeit, aus der Dynamik des Septenbaues objektiv

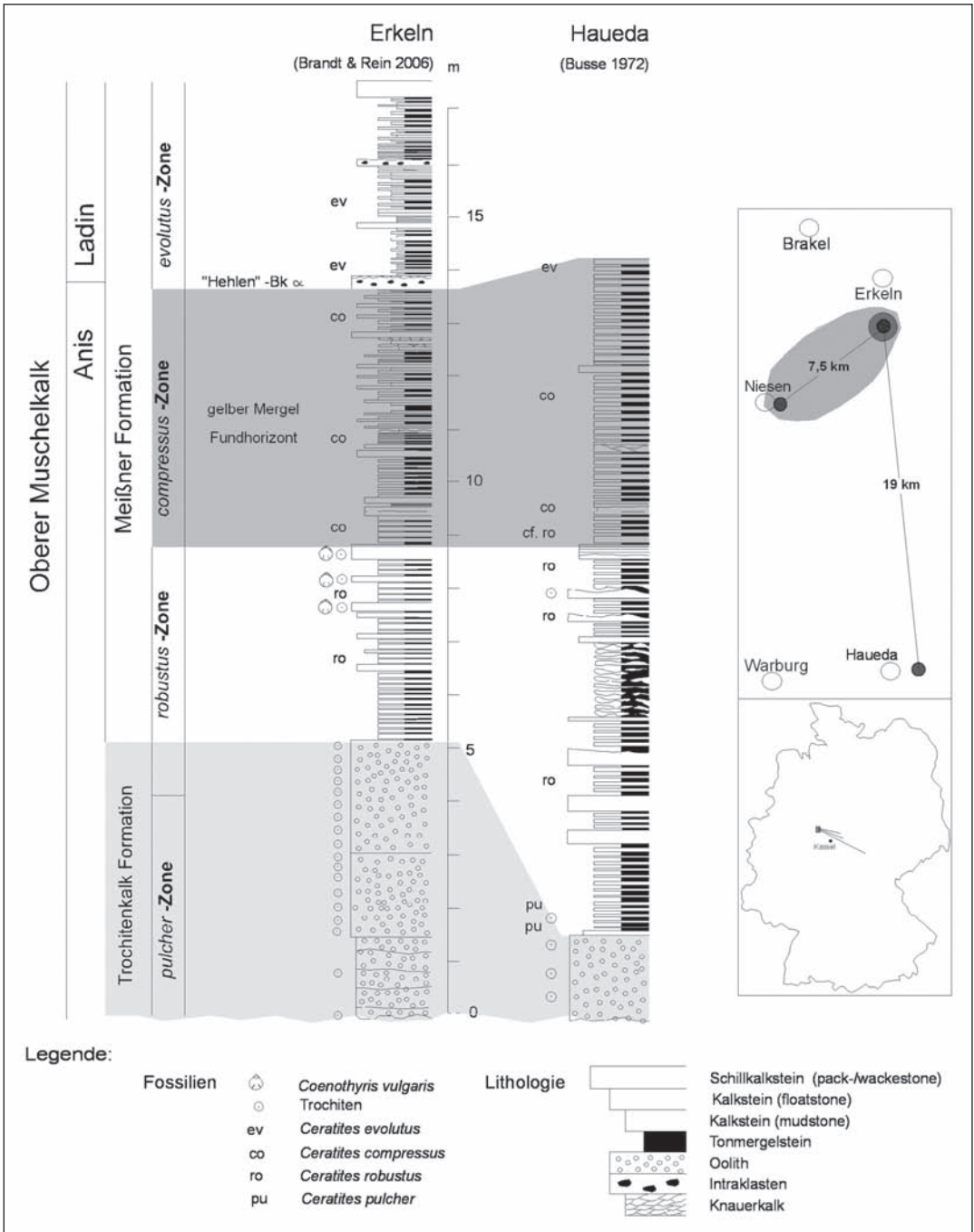


Abb. 1: Teilprofil Erkeln - Haueda

vergleichbare ontogenetische Aussagen abzuleiten (REIN 2003). Eine detaillierte Beschreibung erfolgt an anderer Stelle (Abb. 19).

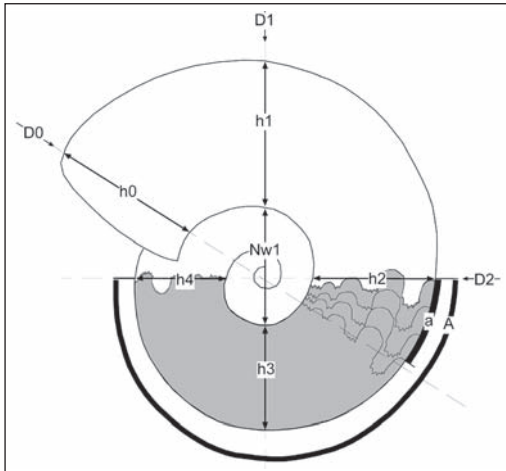


Abb. 2: Meßwerte

Meßwerteschema

Durchmesser:	D0; D1; D2
Windungshöhe:	h0; h1; h2; h3; h4; h5 = (h2+h2+h3)/3; h6 = (h2+h3+h4)/3
Windungsbreite, gemessen zwischen den lateralen Skulpturelementen:	b0; b1; b2; b3; b4
Nabelweite:	Nw0; Nw1; Nw2

a: Abstand vom ersten zum dritten Mediansattel

A: Abstand der Mediansattel über 180°

G: Anzahl der Septen auf diesem Abschnitt

Daraus berechnete Gehäuseparameter

Außenspirale:	As = D2/D1
Innenspirale:	Is = Nw1/D1
Gehäusequerschnitt :	Q = (b/h) × 100
Scheibenzunahme :	S = (h/D) × 100
Windungszunahme:	W = (h3/h1) × 100

Ontogenieparameter

Anzahl der Septen auf 180° vor der Wohnkammer:

G

Drängungs-Index als analoge Größe für

finale Lobendrängung: DI = (a/h5)/3

Wachstums-Index als analoge Größe für

den Ontogenieverlauf: PI = (A/h6)/G

4. Beschreibung des Materials

Im Steinbruch der Fa. Bielefeld bei Erkeln konnten zwischen 1991 bis 1995 aus zwei 3 - 5 cm auseinander liegenden Ton/Mergel/Mudstone-Lagen mehr

als 2000 Ceratiten verschiedener Altersstufen geborgen werden. Der Fundhorizont liegt in der mittleren *compressus*-Zone und erstreckt sich weiträumig isochron bis in das 7,5 km entfernte Niesen (Abb. 1). Es handelt sich somit weder um ein Massensterben in Form einer Konservatlagerstätte noch um eine post-mortale Zusammenschwemmung leerer Gehäuse, sondern um fossil erhaltene natürliche Mortalitätsreste großer Fortpflanzungsgemeinschaften.

Das gesamte Fundmaterial stand für eine Populationsanalyse zur Verfügung. Nach aufwendiger Präparation konnten davon 1084 Individuen vermessen und mit einem speziellen Computer-Programm statistisch erfasst werden. Um exaktere Aussagen zur Ontogenie zu erhalten, wurden zusätzlich mehr als 200 Steinkerne gesägt und angeschliffen.

Beim Vergleich der Fossilidiagenese mit den spinosen Ceratiten der Thüringer Population (REIN 2003) werden grundlegende Verschiedenheiten sichtbar. Der mikritische Kalk der Steinkerne aus Erkeln ist sehr dunkel und seine Konsistenz erschwert die Präparation. Dafür ist jedoch die Verfüllung des Phragmokons unvergleichlich besser, denn ca. 20% sind bis zur **Anfangskammer (Protoconch)** mikritisch verfüllt (Abb. 3). Ein diagenetischer Vorgang, der bei den spinosen Ceratiten aus Thüringen fehlt.

Die Diagenese gestattet Rückschlüsse auf ontogenetische Vorgänge bis zur Anfangskammer. Der Protoconch hat eine Größe von ca. 0,3 mm und der Rhythmus des Septenbaues kann von Anfang an sehr unregelmäßig sein. Bei einem D2 von 50 mm schwankt die

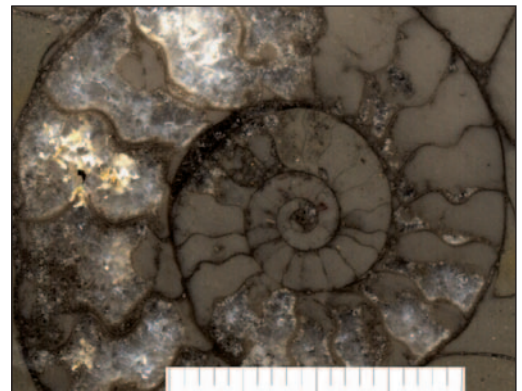


Abb. 3: *C. compressus* „E“, Protoconch 0,3 mm, NME Nr. 6/361; forma conclusa 11 x 1,5 mm bei einem Scheibendurchmesser von 16 mm

Anzahl der Septen bei den „E“-Morphen zwischen 90-100 und bei den „P“-Morphen zwischen 60 -75. Der Ansliff ermöglicht die Begutachtung von Reaktionen auf Unterfangungen der Primärschale, Überwachungen von Epöken und pathologisches Verhalten in frühesten Jugendstadien.

Die Oberfläche der Steinkerne ist wegen erosiver Prozesse häufig nicht so gut erhalten, um kleinste Details des Hypostracums analysieren zu können. Der äußere Nachweis pathologischer bzw. traumatischer Bildungen wird dadurch entscheidend erschwert.

Häufig kalzitisch „verheilte“ Bruchflächen und schräge Einbettung mit Gehäusekappung belegen mehrfach erfolgte **postmortale Umlagerungen** bereits zementierter Steinkerne (Abb. 4).



Abb. 4: *C. compressus* „E“, D2 = 43 mm, NKE Nr. 6/1136

Der größte Unterschied wird jedoch im gänzlichen Fehlen **conellenbildender Substanzen** sichtbar. Alle Schalenbestandteile mit Conchin wurden restlos erodiert. Haben 23,6 % der spinosen Ceratiten der Thüringer Population diese ursprünglich organischen Laminate, so kommt es bei den Belegen aus dem Areal von Erkeln postmortal grundsätzlich nicht zur diagenetischen Ausformung von Conellen!

Dieses Ergebnis ist mit Sicherheit nur mit einem unterschiedlichen Chemismus zu erklären, denn die conellenbildenden Substanzen wurden gleichermaßen von allen Ceratiten produziert. Als Beleg dafür können die der Lobenlinie vorgelagerten Vertiefungen auf dem Steinkern dienen. Sie sind pathologisch verursacht, wenn vom apikalen Mantelepithel beim Ein-

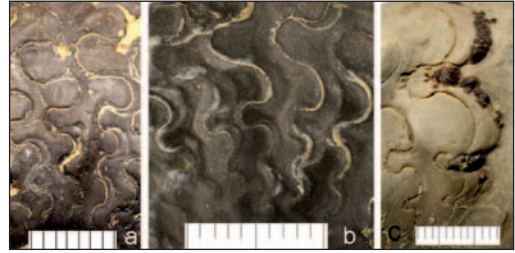


Abb. 5a: *C. compressus* „E“, NME Nr. 6/425; 5b: *C. compressus* „E“, NME Nr. 6/790; 5c: *C. spinosus* „E“, NME Nr. 95471

bau der Septen an die Innenwandung überdimensioniert Conchin ausgeschieden wird (REIN 2005). Das ist auf den Steinkernen der Thüringer Population in allen Erhaltungsstufen dokumentiert (Abb. 5c). Nach dem Lösen dieser kompakten Conellenrelikte bleiben entlang der Lobenlinie auf dem Steinkern charakteristische rinnenförmige Vertiefungen zurück (Abb. 5 a/ b). Dabei kann es sich gleichermaßen um einzelne Bildungen handeln oder um ganze Sequenzen.

Ohne Kenntnis der Kausalität ihrer Entstehung wäre die Deutung der Genese dieser Rinnen auf den *compressus*-Steinkernen nicht nachvollziehbar.

Waren es bei den spinosen Ceratiten Ausnahmefälle, so ist diese ursprünglich pathologische Reaktion des apikalen Mantelepithels bei den Ceratiten aus Erkeln mit einem Anteil von 26% ungewöhnlich groß.

Der organische **Sipho** ist häufig gut erhalten und ermöglicht die Rekonstruktion seiner ontogenetischen Entwicklungsstufen. Danach vergrößert sich der Querschnitt des Siphonalrohres bis zu einem Phragmokondurchmesser von 40 mm kontinuier-

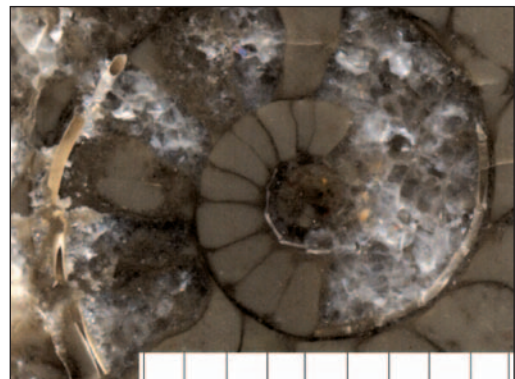


Abb. 6: *C. compressus* „P“, Sipho, NME Nr. 91/040, Scheibendurchmesser: Sipho-Querschnitt in Millimeter 3 : 0,1; 9,5 : 0,2 und 13,5 : 0,4

lich bis auf einen Millimeter. Mit Ausnahme pathologischer Beeinträchtigung (s. Abb. 9) bleibt der Siphoquerschnitt danach konstant (REIN 2005). Das Einziehen von Sekundärschalen unter die Primärschale des Gehäuses (**forma conclusa** REIN 1989) gehört mit einem Anteil von 4% („E“ = 24x „P“ = 15x) auch bei den Ceratiten aus Erkeln zu den informativsten pathologischen Bildungen. Sekundärschalen können vom gesamten Mantelepithel an jeder Stelle in der Wohnkammer ausgeschieden werden und unterschiedlich große Flächen unterfangen. Im Gegensatz zum hellen Isserodaer Kalk sind jedoch auf den dunklen Steinkernen aus Erkeln Unterfangungen nur schlecht zu lokalisieren. Am offenkundigsten gelingt ihr Nachweis mit Medianschnitten (Abb. 7). Die bislang ontogenetisch früheste Anlage einer Sekundärschale geschah bei einem Scheibendurchmesser von ca. 14 mm. Nach der gewaltsamen Lösung (REIN 2005) des haftenden Mantel-Epithels vom Hypostracum erstreckt sie sich über 12 mm mit einem Abstand von einem Millimeter von der Gehäuseinnenwand. Geschützt vor Anlösung blieben ausnahmsweise die conellenbildenden Substanzen (schwarze Bildungen) erhalten (s. a. Abb. 3). Die gewaltige Volumenminderung im Inneren der Wohnkammer bereitete dem Organismus des Tieres beim späteren Einbau der Septen größere Schwierigkeiten. Kurzzeitig erfolgt ihr Einbau bei einem Phragmokondurchmesser von 9,5 mm verstärkt deszendend. Bei einer mittleren Windungshöhe von 4,5 mm beträgt der Septenabstand unter der Sekundärschale zwischen 2,5 : 2,2 : 1,9 mm. Schalenfrakturen an der Gehäusemündung, bei denen der Weichkörper **nicht** verletzt wurde, gehören zu den häufigsten Verletzungen der kleineren Ceratitenmorphen (Abb. 8a). Sie belegen signifikant die Korrelati-

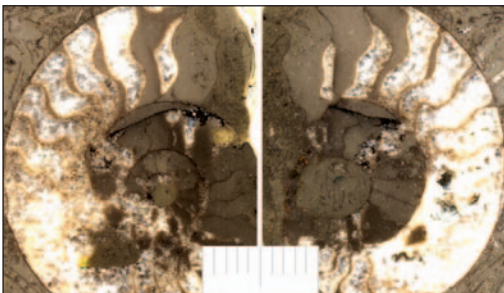


Abb. 7: *C. compressus* "E", forma conclusa, NME Nr. 91/0452

on zur jeweiligen Größe ihrer Freßfeinde. Die regelmäßig dabei gebildeten typischen Reparaturformen führen die Bezeichnung **forma refecta** (REIN 1994). Bei den Ceratiten der *compressus*-Population beträgt ihr Anteil 6% („E“ = 35x; „P“ = 24x) vergleichsweise zu 4,5% mit den größeren spinosen Formen.

Der Regenerationsverlauf ist einfach nachzuvollziehen (REIN 2005). Wenn die Schale im Mündungsbereich zerbricht, verliert der an den Bruchstücken haftende Weichkörper seine äußere formgebend stabilisierende Fixierung und der betroffene Mantelbereich kontrahiert. Dabei kommt es zu einem von der Verletzungsgröße abhängigen wulstförmigen Weichkörperstau vor der Bruchkante. Er ist ein Indiz dafür, daß der Weichkörper nicht in das Gehäuse zurückgezogen werden konnte. Der anschließend vom Mantelepithel flächig ausgeschiedene regenerierte Gehäuseabschnitt besitzt diese vorgegebene Wulstform. Sie ist immer verbunden mit einer kurzzeitigen Querschnittszunahme. Weil das „Ankitten“ des neu gebildeten Schalenmaterials direkt an die Bruchkante erfolgt, erscheint der Frakturverlauf auf dem Steinkern scharf begrenzt.

Bei dem juvenilen Belegstück (Abb. 8b) erfolgte die Freßfeindattacke am interimistischen Mundsaum (iM) beidseitig lateral. Dabei ging auch die Externseite zu Bruch.

Der Weichkörper verlor im zerstörten Schalenbereich sein stabilisierendes „Außenskelett“ und zog sich wulstartig an die Bruchkanten zurück. Die kurzzeitige Querschnittszunahme des regenerierten Gehäuseabschnittes wird an den zu unförmigen Wülsten umgeformten Lateralknoten sichtbar. In der Draufsicht geriet das ventrale Epithel rechts einseitig unter Spannung, sodaß es vorübergehend bis an die Mündung zu einer Asymmetrie beim Einbau der Marginalknoten kam.

Organische Lamellen sind das Produkt physiologischer Reaktionen auf pathologische Reize des apikalen Mantels. Das apikale Mantelepithel war befähigt, organische Wandbeläge (Pellicula) und variable organische Membranen als intrakamerale Strukturen zwischen verkalkte Septen einzubauen. Ihr Auftreten auf dem Phragmokon ist jedoch zeitlich begrenzt, erstreckt sich nur selten über mehr als fünf Kammern und ist jeweils mit der Ausbildung einer überdimensionierten Siphon-



Abb. 8: *C. compressus* „P“, forma *refecta*, D2 = 31 mm, NME Nr. 6/701

Röhre verbunden. Trotz vielfältiger Regenerationsversuche ist bei der Anlage organischer Membransepten die Mortalitätsrate hoch (REIN 2005). Das Belegstück starb nach dem Bau von drei weiteren Kammern mit einem auf 2 mm vergrößerten Siphon (Abb. 9).

Die Ausformung der Lobenlinie ist außerordentlich variabel und ein Beleg für die Rekombinationsvorgänge in der Population. Überaus interessant ist der mit 17% (6% bei *spinosus*) hohe Anteil von Individuen mit ursprünglichen **ammonitischen Suturmerkmalen** für genetische Interpretationen (Abb. 10). Auch kleinste Schlitze in den Sätteln sind ontogenetisch fixiert. Mit ihren rezessiven Merkmalen offenbart die Suture direkt verwandtschaftliche Beziehungen bis zu den flexuosen Morphen.

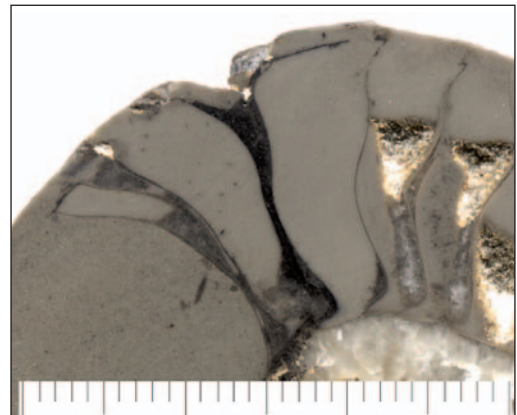


Abb. 9: *C. compressus* „E“, organische Lamellen, D2 = 61 mm, NME Nr. 6/653



Abb. 10: *C. compressus* „E“, ammonitische Sutura, D2 = 56 mm, NME Nr. 6/001

Das Aufwachsen von sessilen Organismen wie Muscheln auf Ammonitengehäusen wird mit Epökie bezeichnet. Erfolgt dies bereits zu Lebzeiten des Wirtes, handelt es sich um **„echte Epökie“**. Der sicherste Nachweis dafür erfolgt durch das Überwachsen des festsitzenden Epöken. Mit Median-schnitten konnte der erste erfolgreiche Bewuchs auf den *compressus*-Gehäusen bereits bei einem Durchmesser von 25 mm nachgewiesen werden.

Auf dem Belegstück erfolgte die Besiedlung des Ceratiten durch eine frei bewegliche Veliger-Larve bei einer Gehäusegröße zwischen 23 – 35 mm. Das Überwachsen begann bei einem Scheibendurchmesser von 42 mm - dort hatte *Placunopsis ostracina* bereits eine Größe von 16 x 5 mm erreicht - und endete bei einem Durchmesser von 49 mm. Die doppelklappige Muschel erstreckt sich über 70° in der röhrenartigen Wohnkammer und beeinträchtigte damit den Weichkörper erheblich (Abb. 11).

Echte Epökie durch die Auster *Placunopsis ostracina* betrifft 10,5% Individuen der Thüringer *spinusus*- und 3% der *compressus*-Population.

37% Individuen der Thüringer *spinusus*-Population bildeten auf dem sichtbaren Gehäuseabschnitt unterschiedlichste **alternierende oder asymmetrische Skulpturfolgen** aus. Von den Individuen der *compressus*-Population sind das lediglich 13%. Auf gleichmäßiges alternieren entfallen 4%, ungleich alternieren 5% und asymmetrische Skulpturbildung 4%.

5. Statistik

5.1 Ontogeniestadien

Um das Wachstumsverhalten während der verschiedenen Ontogeniestadien rekonstruieren zu können, erfolgt die Einteilung der vermessenen Ceratiten in 5 Größenklassen (**GK**) mit dem Phragmokondurchmesser (**D2**) als konstantem Bezugspunkt. Während sich dabei der Phragmokondurchmesser von GK 2 bis GK 4 jeweils um 10 Millimeter vergrößert, werden in GK 1 und GK 5 jeweils alle Formen <40 und >80 zusammengefaßt. Die Berechnung der Endgröße **DE** = $D2 \cdot 1,2^n$ erfolgt mit dem jeweiligen individuellen Wachstumsfaktor ($D1/D2$). Dieser Faktor für jeweils 90° der Spirale wird sowohl zur Gehäusemündung als auch mit zunehmender Gehäusegröße kleiner; gerundet beträgt er jedoch immer 1,2.

Größenklassen der *compressus*-Population - Umrechnung in Endgrößen

GK	D2	DE = $D2 \cdot 1,2^n$
1	< 40	< 58 mm
2	51–60	58–72 mm
3	61–70	73–86 mm
4	71–80	87–101 mm
5	> 80	> 101 mm

Der kleinste Steinkern gehört zu den frühontogenetisch lateral skulpturlosen „E“-Typen (Abb. 12b). Sein Phragmokondurchmesser (D2) mißt 20 mm und hat 7 Septen. Das Gehäuse erreicht die reale Endgröße von 30 mm mit einer Wohnkammerlänge von 200°.

Die maximalen Gehäusegrößen (je ein E/P -Typ) betragen 140 mm und besitzen mit lediglich 13 bzw. 15 eingebauten Septen keine finale Lobendrängung.

5.2 „E“/„P“-Morphen

Aus dem Gehäusegrößen-Polygon (Abb. 27) ist ersichtlich, daß die jugendlichen Individuen der Größenklasse 1 (DE = 41–75 mm) aus diagenetischen Gründen nur selten fossil erhalten sind. Diese juvenilen Individuen unterscheiden sich jedoch morphologisch erheblich von den adulten Formen. Ohne die Kenntnis ihrer frühontogenetischen Entwicklungsstadien sind aus typologischer Sicht taxonomische Fehldeutungen unvermeidlich. Die zweifelsfreie Klärung ihrer „Artzugehörigkeit“ kann deshalb ausschließlich nur mit Belegen lückenloser Über-



Abb. 11: *C. compressus* „E“, echte Epökie, D2 = 37 mm; DPlac = 32 mm, *Placunopsis* 15 x 5 mm, NME Nr. 91/644

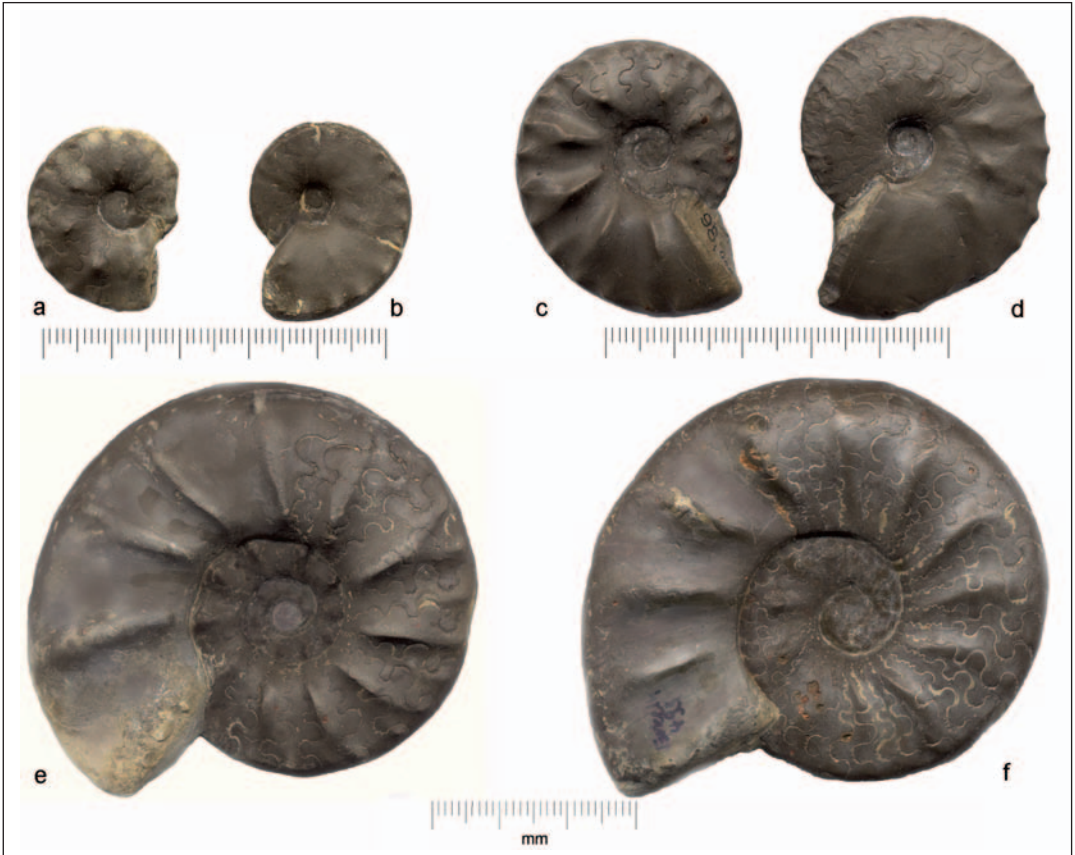


Abb. 12: Größenklassen

- a. *C. compressus* „P“, juv., D2 = 26 mm, NME Nr. 6/734;
 b. *C. compressus* „E“, juv., D2 = 20 mm, NME Nr. 6/2006
 c. *C. compressus* „P“, juv., D2 = 31 mm, NME Nr. 6/324

- d. *C. compressus* „E“, juv., D2 = 34 mm, NME Nr. 6/708;
 e. *C. compressus* „P“, D2 = 57 mm, NME Nr. 6/417
 f. *C. compressus* „E“, D2 = 63 mm, NME Nr. 6/493:

gänge aller Jugendformen bis zum adult-Stadium im Rahmen einer Population erfolgen (REIN 1999). Analog zu den spinosen Ceratiten gilt auch bei den *compressus*-Morphen das Hauptaugenmerk der frühontogenetischen Skulpturenentwicklung. Deshalb ist der gezielten Präparation der Innenwindung besondere Aufmerksamkeit gewidmet worden. Wie bei den spinosen Individuen ist auch hier wieder die Aufspaltung in zwei grundverschiedene Morphen zu erkennen.

5.3 Gehäuseparameter

5.3.1 Außenspirale: $As = D2 / D1$

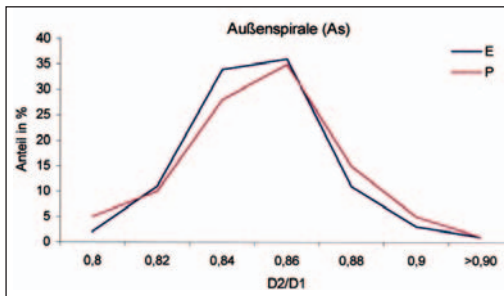


Abb. 13a: Variationsbreite der Dimorphen „E“ und „P“. Die Häufigkeitsverteilung zeigt beide Parameter mit annähernd identischer Normalverteilung, großer Variationsbreite und dem gemeinsamen Mittelwert von $0,85 \pm 0,03$. Die Extremwerte zeigen die Divergenz zur logarithmischen Spirale.

Zum einen in den frühontogenetisch schwach skulpturierten „E“ Typ (Abb. 12 b/d/e) und zum anderen in den kräftig trichotom bis dichotom skulpturierten „P“ Typ (Abb. 12 a/c/e). Die Bezeichnungen „E“ (von *Enodis*) und „P“ (von *Posseckeri*) wurden aus einer früheren Publikation des Autors (REIN 1988) übernommen. Die gesamte statistische Auswertung erfolgt auf der Basis der Unterscheidung dieser Dimorphen.

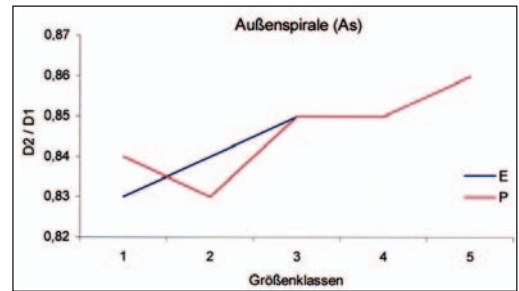


Abb. 13b: Ontogenieverhalten der Dimorphen „E“ und „P“. Bis auf die frühontogenetische Abweichung der Morphe „P“ erfolgt die Zunahme der Werte übereinstimmend kontinuierlich. Bei gleichem Trend liegen die Mittelwerte deutlich über denen der spinosen Ceratiten.

5.3.2 Innenspirale (Is): $Nw1 / D1$

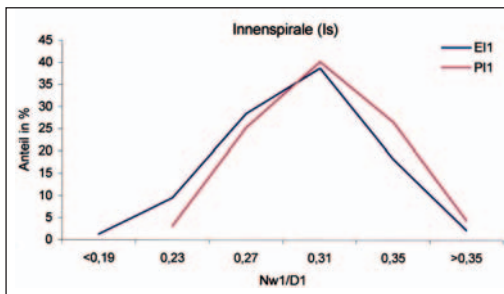


Abb. 14a: Variationsbreite der Dimorphen „E“ und „P“. Trotz annähernd gleicher Normalverteilung unterscheiden sich beide Mittelwerte deutlich „E“ = $0,22 \pm 0,05$ und „P“ = $0,27 \pm 0,07$. Ungewöhnlich erscheint die extreme Variationsbreite (<0,19 bis >0,35) beim Bau der Innenspirale.

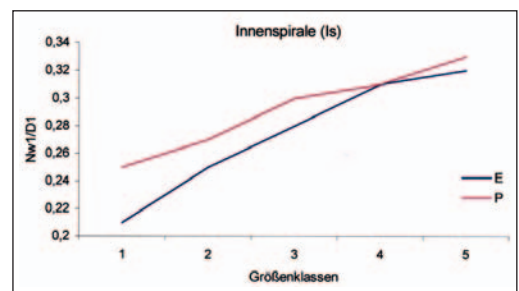


Abb. 14b: Ontogenieverhalten der Dimorphen „E“ und „P“. Das Größenklassenpolygon veranschaulicht die Wechselbeziehung von Innenspirale und Gehäusegröße erstaunlich gut. Die Nabelweite der Dimorphen vergrößert sich kontinuierlich mit wachsendem Gehäusedurchmesser und macht damit die abnorme Variationsbreite verständlich. Dieser Trend entwickelt sich zu einem wesentlichen Biozonenmerkmal. Bei den spinosen Morphen stagniert das Merkmalsverhältnis E/P etwa auf dem Niveau der Größenklasse 2 (0,25/0,27).

5.3.3 Gehäusequerschnitt (Q): $(b_1/h_1) \times 100$ (Q1; Q2)

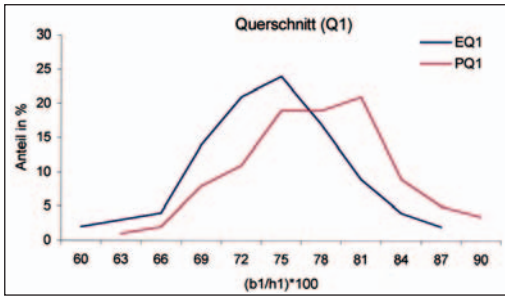


Abb. 15a: Variationsbreite der Dimorphen „E“ und „P“
Wie bei den Mittelwerten der Innenspirale, ist die Variationsbreite der Dimorphen „E“ und „P“ auch beim Gehäusequerschnitt extrem groß (Mittelwerte: „E“ = 73 ± 6 ; „P“ = 77 ± 6). Zudem unterscheiden sich beide Verteilungen noch deutlich. Während „E“ zu geringeren Querschnittswerten tendiert, wird die kompaktere Formung der Gehäuse von „P“ erkennbar. Weitere Differenzierungen sind daraus nicht auszumachen.

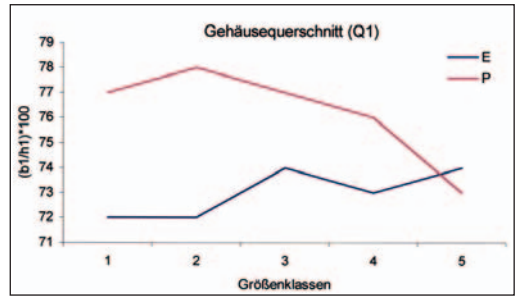


Abb. 15b: Ontogenieverhalten der Dimorphen „E“ und „P“
Die divergierende Querschnittsentwicklung der Dimorphen in den Größenklassen wird erst im Größenklassenpolygon ersichtlich und erscheint außergewöhnlich. Während die „P“-Morphen ihren Gehäusequerschnitt und damit den Abstand zu „E“ kontinuierlich verringern (5-6 - 3 - 3 - 1), verfolgen die „E“-Morphen einen adversativen Trend. Der Schnittpunkt beider Linien liegt im Abschnitt der Größenklasse 5 ($DE > 100$ mm), einem Bereich außerhalb des zentralen Sektors der Normalverteilung der *compressus*-Population!

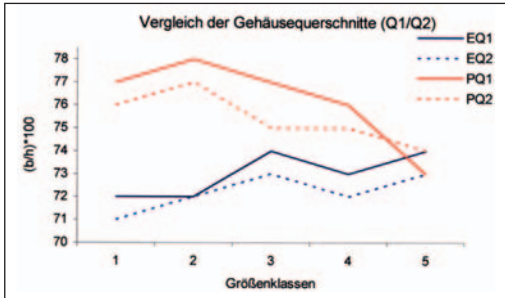


Abb. 16: Ein Vergleich der Gehäusequerschnitte vom Phragmokon (Q2) und der Wohnkammermitte (Q1) liefert die Bestätigung dieser interessanten ontogenetischen Entwicklung (Abb. 15b). Analog haben auch die juvenilen spinosen „P“-Morphen einen größeren Gehäusequerschnitt, der Abstand von 3 Punkten bleibt jedoch in allen Größenklassen konstant.

5.3.4 Scheibenzunahme: $S = (h / D) \cdot 100$

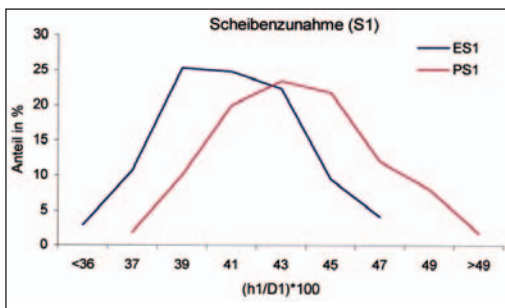


Abb. 17a: Variationsbreite der Dimorphen „E“ und „P“
Bei der Häufigkeitsverteilung wird das seitlich verschobene Ineinander zweier Trendgruppen sichtbar. Gleiches zeigen auch die verlagerten Mittelwerte der Dimorphen „E“ = 40 ± 3 und „P“ = 41 ± 3 .

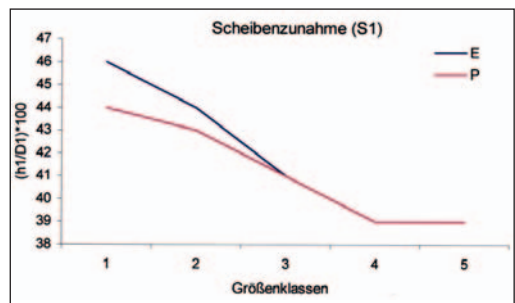


Abb. 17b: Ontogenieverhalten der Dimorphen „E“ und „P“
Der generell kontinuierliche Zug von größeren zu kleineren Werten divergiert lediglich in den ersten zwei Größenklassen geringfügig. Vergleichsweise liegen die Werte der *spinosa*-Population bei gleichem Trend um 5-10% darüber.

5.3.5 Windungszunahme: $W: (h3 / h1) * 100$

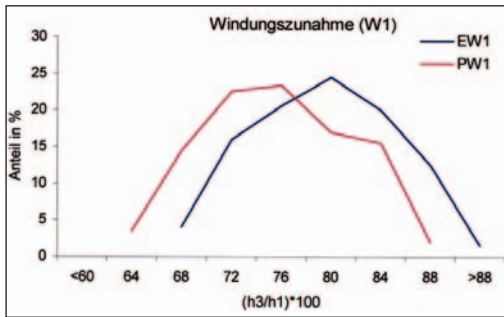


Abb. 18a: Variationsbreite der Dimorphen „E“ und „P“ Normalverteilung mit gleicher Variationsbreite bei deutlich unterschiedenen Mittelwerten „E“ = 78 ± 6 und „P“ = 74 ± 6 .

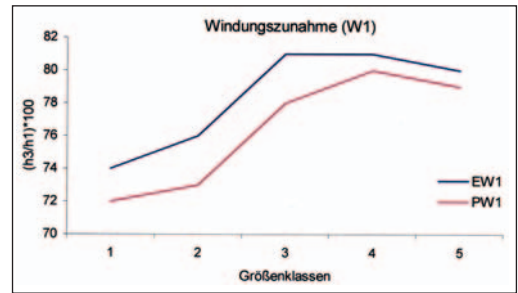


Abb. 18b: Ontogenieverhalten der Dimorphen „E“ und „P“ Die anfangs große Differenz beim Zuwachs der Gehäuseöhrenhöhe erfährt ab Größenklasse drei, bedingt durch die Entwicklung der Innenspirale, eine Umkehr. Diese Umstellung beim Bau des Gehäuses wird analog von beiden Morphen beim Größenwachstum mit dem gleichförmig versetzten Verhalten vollzogen. Die Werte der Windungszunahme liegen um durchschnittlich 6 Punkte über denen der spinosen Morphen.

5.4 Der Phragmokon als biologische Datenbank

5.4.1 Septen als ontogenetische Indikatoren

Der Bedeutung des Phragmokons als ontogenetischem Informationsträger wurde in der Vergangenheit kaum Beachtung geschenkt. Für typologisch-taxonomische und stratigraphische Zwecke benötigt man lediglich verwertbare Skulpturmerkmale der Wohnkammer. Da jedoch die Septalfläche der Morphologie des apikalen Weichkörpers zum Zeitpunkt ihres Einbaues im hinteren Bereich der Wohnkammer entspricht, sind die Septen elementare physiologische Informationsträger.

Aus der Art und Weise des Septenbaues und ihrer Anheftung (Suturlinie) sind deshalb nachhaltige Rückschlüsse auf die unbekannt biologische Organisation des Ceratitentieres zu erwarten.

Gleichmäßiges, unregelmäßiges, schnelles oder gebremstes Wachstum, Reaktionen auf Verletzungen, Befinden bei pathologischen Beeinträchtigungen - all diese Fakten reflektieren den ontogenetischen Werdegang des Individuums.

Das Entschlüsseln dieser beim Septenbau gespeicherten Informationen erfordert ein völlig neues methodisches Herangehen (REIN 2003). Mit dem eigens dafür entwickelten Meßschema konnten analoge ontogenetische Parameter für alle Gehäusegrößen und Chro-

nospesies gewonnen werden. Sie beschränken sich aus verständlichen Gründen nur auf den letzten halben Umlauf und sind das Faksimile der physiologischen Verfassung des Ceratitenorganismus im letzten Lebensabschnitt.

Um vergleichbare Werte zu erhalten, wird die Bogenfläche der Lateralseite des Phragmokons auf

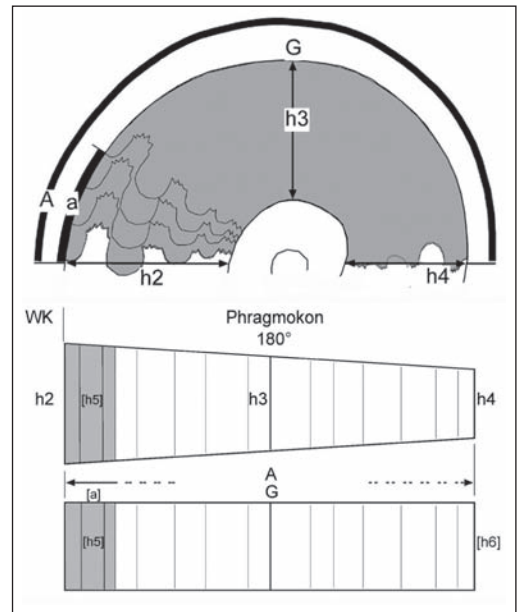


Abb. 19: Phragmokonmeßwerte

ein gemittelttes Rechteck gestreckt. Ziel ist eine statistisch verwertbare Vergleichsmöglichkeit der Septenabstände und ihrer Sequenzen auf dem letzten halben Umlauf.

Mit den Werten „a“ (= Abstand der letzten drei Marginalsättel), der mittleren Röhrenhöhe auf diesem finalen Phragmokonabschnitt „h5“ [= (h2+h2+h3)/3] und der Formel $(a / h5) / 3$ wird der relativierte Anteil eines Septums in der letzten Lebensphase ermittelt. Dieser **Drängungs-Index** gilt als Versuch, den subjektiven Begriff „sekundäre Lobendrängung“ zu objektivieren.

Mit den Werten „A“ (= Abstand der Marginalsättel

über die finalen 180° des Phragmokon), der mittleren Röhrenhöhe auf diesem Phragmokonabschnitt „h6“ (= $(h2+h3+h4)/3$), dem Wert „G“ (= Anzahl der Septen auf den finalen 180° des Phragmokon) und der Formel $(A / h6)/G$ erhält man den relativierten Anteil eines Septums des letzten halben Umlaufes und damit angenähert eine Korrelationsmöglichkeit mit dem Drängungsindex.

Anzahl der Septen, Drängungsindex und Wachstumsindex sind biologische Parameter. Sie ermöglichen Aussagen und Vergleiche zum Verlauf der Ontogenie, das adult-Stadium, pathologische, traumatische oder exogene Ausnahmebedingungen.

5.4.2 Ontogenie-Parameter

5.4.2.1 Septen auf 180°

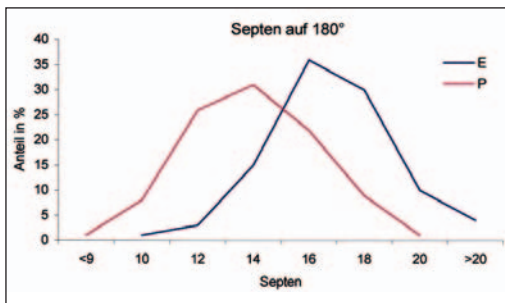


Abb. 20a: Variationsbreite der Dimorphen „E“ und „P“
Im Häufigkeitspolygon werden die verschiedenen Strategien der Dimorphen bei der Septenausbildung mit separater Normalverteilung und der Variationsbreite mit den erheblich abweichenden Mittelwerten („E“ = $16,1 \pm 2,3$ und „P“ = $13,5 \pm 2,9$) sichtbar.

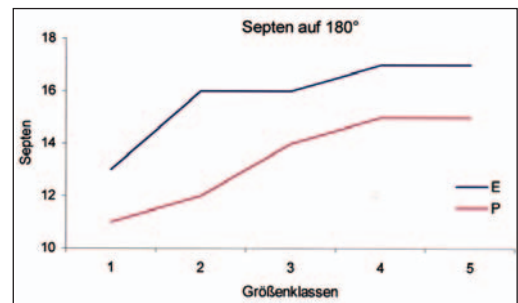


Abb. 20b: Ontogenieverhalten der Dimorphen „E“ und „P“
Die Divergenz der heterogenen Ausbildung beim Septenbau wird in allen Altersstufen beibehalten. So legen die Morphen „P“ auf dem letzten halben Umlauf durchschnittlich zwei Septen weniger an als „E“. Dieses Geschehen kann nur mit einem verschiedenartigen Wachstumstempo der Dimorphen beim Gehäusebau interpretiert werden. Ein Vergleich mit den spinosen Morphen zeigt die völlige Übereinstimmung der Mittelwerte gleicher Größenklassen.

5.4.2.2 Drängungs-Index (DI): $(a/h5)/3$

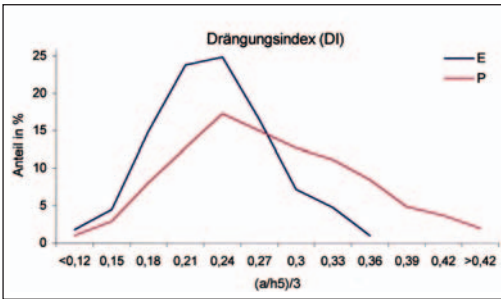


Abb. 21a: Variationsbreite der Dimorphen „E“ und „P“
Der Drängungsindex ermöglicht eine objektivierte Bewertung der finalen Lobendrängung. Die deutlich differierten Mittelwerte von „E“ = $0,22 \pm 0,05$ und „P“ = $0,27 \pm 0,07$ und die divergierenden Extremwerte machen die unterschiedliche Strategie der Dimorphen beim Septenbau sichtbar. Die abweichende Verteilung ist ein aufschlußreiches Indiz für die vielfältigen Reaktionen des Ceratitenorganismus sowohl auf endogene als auch exogene Einflüsse im allerletzten Lebensabschnitt. In der Gesamtverteilung einschließlich der Extremwerte wird der Trend der „P“-Morphen zu einer deutlich geringeren finalen Lobendrängung als bei „E“ ersichtlich.

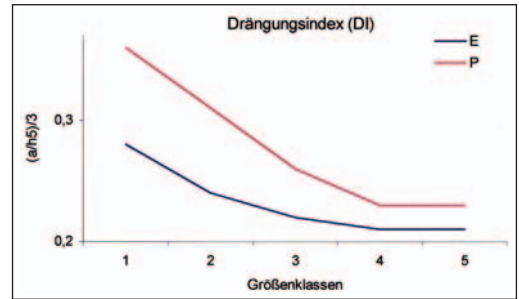


Abb. 21b: Ontogenieverhalten der Dimorphen „E“ und „P“
Die Tendenz zur verstärkten finalen (sekundären) Lobendrängung wird von Größenklasse zu Größenklasse stetig größer, die Divergenz zwischen den Dimorphen jedoch durchgängig beibehalten. Definiert man die Verringerung des Septenabstandes mit dem Erreichen des adult-Stadiums, dann sind „E“-Morphen immer weitaus früher geschlechtsreif. Diese Tendenz ist gleichermaßen bei den spinosen Ceratiten nachgewiesen.

5.4.2.3 Wachstums-Index (PI): $(A/h6)/G$

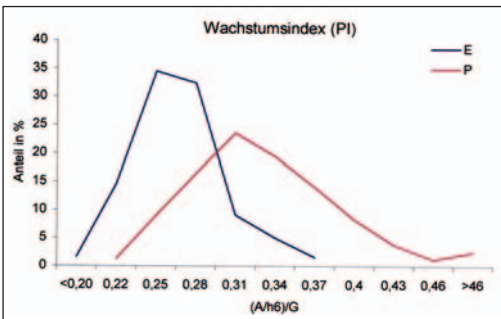


Abb. 22a: Variationsbreite der Dimorphen „E“ und „P“
Die Variationsbreite und die deutlich unterschiedlichen Mittelwerte „E“ = $0,25 \pm 0,06$ „P“ = $0,32 \pm 0,06$ ähneln dem Verhalten der Dimorphen beim Drängungsindex.

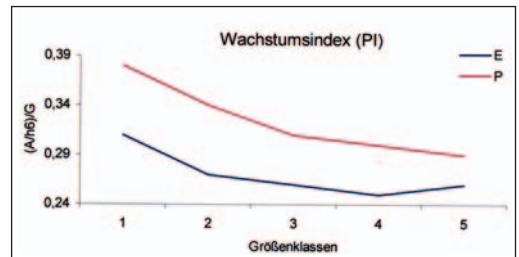


Abb. 22b: Ontogenieverhalten der Dimorphen „E“ und „P“
Gleichsam der finalen Lobendrängung wird auch auf dem letzten halben Umlauf die Tendenz zu enger stehenden Septen von Größenklasse zu Größenklasse immer offensichtlicher. Die ungleich größeren Septenabstände der Morphe „P“ sind wiederum nur mit einem größeren Wachstumstempo beim Gehäusebau zu erklären. Das ontogenetische Verhalten der *compressus*-Dimorphen ist identisch mit den Individuen der *spinusosus*-Population.

5.4.3 Septen als Indikatoren der Weichkörperlage

Da das neue Septum vom apikalen Mantel geformt in die Gehäuseröhre eingebaut wird, entspricht die Anlage der Kammerscheidewand zugleich der einstigen Position des Weichkörpers im hinteren Teil der Wohnkammer. In der Regel stehen dabei die Septen vom Marginalsattel zur Nabelmitte senkrecht ausgerichtet. WENGER (1957) beschrieb als erster unterschiedliche Neigungen des Septums gegenüber der Lotrechten. Er prägte die Begriffe „deszendente Sutur“ für eine zum Nabel hin absteigende und „aszendente Sutur“ für eine gegen den Nabel hin aufsteigende Lobenlinie.

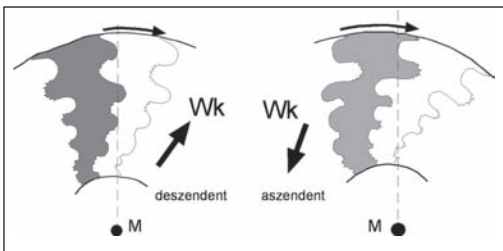


Abb. 23: Aszendenz/Deszendenz

Die Lage der Septen entspricht der Position des apikalen Weichkörpers in der Wohnkammer. Sie bleibt während der gesamten Ontogenie stabil und wird nur nach traumatischen Beeinträchtigungen kurzzeitig verändert.

Bei der Analyse der Thüringer *spinusus* -Population konnte erstmals die unterschiedliche Position des apikalen Mantels prozentual erfaßt werden. Wichtig war dabei der Nachweis, daß diese Weichkörperlage während der gesamten Ontogenie beibehalten wird und lediglich nach traumatischen Ereignissen kurzzeitig wechseln kann.

Einbau der Septen in das Gehäuse

"E" -Typen	<i>compressus</i>	<i>spinusus</i>	Differenz
senkrecht	40,6%	65,2%	25%
deszendente	13,5%	27,8%	14%
aszendente	45,9%	7,0%	-39%
"P" -Tpen			
senkrecht	47,9%	67,9%	20%
deszendente	15,3%	22,9%	8%
aszendente	36,7%	9,2%	-28%
Gesamt			
senkrecht	44,8%	66,0%	21%
deszendente	14,6%	26,0%	11%
aszendente	40,6%	8,0%	-33%

Abb. 24: Evolutionäre Veränderung der Weichkörperlage. Der Einbau des apikalen Weichkörpers verlagert sich von einer ursprünglich dominant aszendente/senkrechten Position zu einer senkrecht/deszendenten Stellung in der *spinusus*-Biozone.

Der Vergleich mit den Ergebnissen der *compressus*-Population bringt einige interessante evolutionäre Trends zum Vorschein.

Zwischen den Dimorphen in der *compressus*-Population bestehen weitaus größere Abweichungen der Weichkörperlage als bei den Dimorphen der *spinusus* -Population.

Die Installation des apikalen Weichkörpers der Ceratiten der *compressus* -Biozone verlagert sich von einer dominant aszendente/senkrechten Position bis in die *spinusus*-Biozone zu einer senkrecht/deszendenten Lage im hinteren Wohnkammerbereich. Dieser evolutionäre morpho-physiologische Wandel kann als biomechanische Anpassung an verändert wirkende Kräfte gedeutet werden. Ein Zusammenhang mit den überdimensioniert ausgeschiedenen Conchinlagen des apikalen Mantels beim Einbau der Septen (Abb. 5) erscheint plausibel.

6. Taxonomie – *Ceratites compressus*

6.1 Historisches

Verfolgt man die historische Entwicklung der taxonomischen Bearbeitung der Ceratiten des Oberen Muschelkalkes bis in ihre Anfänge zurück, so fällt auf, daß deutsche Paläontologen keine Rolle gespielt haben. In zahlreichen Publikationen von LACHMUND (1667) bis VON BUCH (1849) wurden zwar Ceratiten abgebildet und beschrieben, doch hat kein Autor jemals den Versuch gemacht sie taxonomisch zu bearbeiten. So unterscheidet SCHRÖTER (1776) über dreißig Morphen aus dem Weimarer Muschelkalk ohne ihnen einen Namen zu geben.

Ihre Einordnung in das biologische System mit dem Begriff „*Ammonites nodosus*“ erfolgte durch den Franzosen BRUGUIERES (1789) anhand einer figurlichen Darstellung bei dem Franzosen BOURGUET (1742), die dieser spiegelverkehrt von einer Abbildung bei SCHEUCHZER (1718) übernommen hatte. Dabei handelt es sich um einen *Ceratites robustus*, den der Schweizer Paläontologe von seiner Deutschlandreise aus Niedersachsen oder Thüringen mitgebracht hatte.

Durch von SCHLOTHEIM (1813) wurde der Name „*Ammonites nodosus*“ für seinen abgebildeten *C. spinusus* und damit allgemein für Muschelkalkmorphen übernommen. Seit DE HAAN'S (1825) Ein-

stufung der ceratitischen Lobenlinie als Gattungsmerkmal zählten alle Formen des deutschen Oberen Muschelkalks zur Gattung *Ceratites* und mit Ausnahme des *Ceratites semipartitus* (DE MONTFORT 1808) und des *Ceratites enodis* (QUENSTEDT 1845) zu *Ceratites nodosus* (BRUGUIERES 1789). So ist es verständlich, wenn v. BUCH (1849) einen *Ceratites flexuosus* mit einem *Ceratites ?spinus* vom Elm gemeinsam als *Ceratites nodosus* abbildet.

Allmählich stellten einige Paläontologen jedoch fest, daß die großen breitrückigen Formen im Wesentlichen auf die oberen „Nodosus-Schichten“ beschränkt sind. Deshalb benannte F. SANDBERGER (1866/67) die flacheren Morphen der unteren „Nodosus-Schichten“ mit *Ceratites nodosus* var. *compressus* und damit lediglich als Varietät von *Ceratites nodosus*.

6.2 Taxonomische, biologische und stratigraphische Grundlagen der germanischen Ceratiten

Auf diesem bescheidenen historischen Wissensstand gründend, konnte PHILIPPI (1901) erstmals als Deutscher seine Monographie über die germanischen Ceratiten erstellen. Seine Hauptaufgabe war es, Klarheit in die Systematik der Formen zu bringen. Dafür stand ihm lediglich unhorizontiertes Belegmaterial aus Privatsammlungen und Naturkundemuseen zur Verfügung. Umso erstaunlicher ist einerseits seine aktuell gebliebene phylogenetische Zuordnung der Morphen und andererseits seine auf ontogenetischen Kriterien basierende taxonomische Beschreibung der Formen. Bezeichnend sind seine ständigen Hinweise auf fließende Übergänge bei der Skulpturbildung und die Rolle des „persönlichen Empfindens“ bei der jeweiligen taxonomischen Zuordnung. Aus SANDBERGERS Varietät wurde so die Spezies *Ceratites compressus* mit der zutreffenden Charakterisierung:

„In der Nähe der Altersberippung sind die Lateralknoten, welche stets dem Nabelrande stark genähert sind, wulstig ... verbreitern und verflachen sich aber gegen die Externseite hin...“

War PHILIPPI (1901) in erster Linie taxonomisch gefordert, so legt RIEDEL (1916), angeregt durch seinen „spiritus rector“ STOLLEY, nach jahrelanger Geländearbeit den Grundstein zu einer allein auf Ceratiten begründeten Biostratigraphie. Vor allem mit Morphen der *pulcher-* und *robustus-*Zone aus dem Braunschweiger Raum vervollständigt er die Arbeit PHILIPPIS.

Besonderheit dieser Autoren war ihre biologisch basierte Herangehensweise an die Problematik. Bedeutsam sind die Berücksichtigung der ontogenetischen Entwicklungsstufen sowie das Erkennen der damit verbundenen fließenden Übergänge bei der Beschreibung der Skulpturentwicklung (als Varietäten) und die phylogenetische Entwicklung aller germanischen Ceratiten in einer Gattung. Wie aktuell sich die Herangehensweise darstellt, zeigt ein Vergleich ausgewählter Formulierungen STOLLEYS (1916) mit den Ergebnissen der vorliegenden *compressus*-Populationsanalyse.

„*Ceratites compressus* und der ihn umgebende Formenkreis gehen ebenfalls auf *C. robustus* und die Formengruppe um *C. pulcher* zurück.“ ... „Dabei können hier die Innenwindungen sowohl der stark, wie der mittel und schwach skulpturierten Formen bald den Charakter der größeren *Robustus*-Skulptur, bald den der feineren *Pulcher*-Skulptur tragen.“ ... „Im übrigen gewinnen die Variationen in der Zone des *C. compressus* wiederum geradezu extremen Umfang ..“

6.3 „Stammreihen-Hypothese“ von SCHRAMMEN

Nur wenige Jahre später stellt SCHRAMMEN (1928; 1933) mit absurden Vorstellungen über Speziation, Ontogenie und Phylogenie die zuvor entwickelten taxonomischen und biologischen Grundlagen in Frage. Er lehnt jegliche Form von Variabilität und darauf basierender evolutionärer Entwicklung der germanischen Ceratiten ab:

„Bei PHILIPPI, RIEDEL und STOLLEY sind ja sämtliche Ceratiten des deutschen Oberen Muschelkalks nur einer einzigen Gattung (*Ceratites*) zugeteilt; dass aber eine Systematik wie jene auf die Dauer doch gar zu simpel wäre, braucht wohl nicht erst bewiesen zu werden.“

Nach seiner von ihm entwickelten Vorstellung gelangten in regelmäßigen Abständen ursprünglich schalenlose Cephalopodenstammreihen in den Besitz von Gehäusen. Eingeschlossen in engen Röhren gelangten sie später schnell an die Grenzen ihrer Weiterentwicklung und damit an das definitive Erlöschen der jeweiligen Stammreihe. Nur die fossil überlieferten Hartteilreste vom Ende einer immer nur kurzen Stammesgeschichte stehen dem Bearbeiter zur Verfügung und erklären das Fehlen jeglicher Variationsbreite:

„Die Ceratitenarten verschwinden aus den Erdschichten, weil sie nach verhältnismäßig kurzer Anwesenheit völlig erlöschen.“... „Sie konnten in diesem allerletzten Entwicklungsabschnitt gar nicht mehr, oder nur noch in den engsten Grenzen variieren, weil durch

den Einschluß der Lebensträger (der Weichteile) in starre Röhren, die nur an einem Ende geöffnet waren, die Angriffsflächen und damit auch die Wirkungen der Umbildungsfaktoren aufs äußerste beschränkt wurden.“ (Schrammen 1933)

Nachdem für SCHRAMMEN auf diese Weise die Art- und Gattungsbildung geklärt war, bestand die „Lösung des Ceratitenproblems“ schließlich nur noch in der Aufspaltung der germanischen Ceratiten in 19 Gattungen und 140 – 150 Arten.

Man könnte diese Denkweise unter Umständen als zeitgemäß akzeptieren, **heute hat jedoch die Erklärung der Entstehung von Spezies stets die Frage nach der Entstehung einer reproduktiven Isolation zu beantworten.** Das scheint jedoch in der Ceratitenliteratur nicht der Fall zu sein, denn die folgende Auflistung suggeriert vielmehr einen willkürlichen Wechsel der „Stammreihen“-Gattungsbegriffe für die Morphen in der *compressus*-Zone ohne Hinterfragung möglicher Isolationsmechanismen. Danach wechseln die Individuen ihre taxonomische Zuordnung in einer einzigen Biozone zwischen vier Gattungen, fünf Arten und sechs Unterarten.

Taxonomie nach WENGER (1957)

Progonoceratites SCHRAMMEN (1928):

- C. (P.) robustus terminus* WENGER
- C. (P.) robustus transgressor* WENGER
- C. (P.) robustus rarinodosus* RIEDEL
- C. (P.) raricostatus* RIEDEL

Acanthoceratites SCHRAMMEN (1928):

- C. (A.) compressus compressus* PHILIPPI
- C. (A.) compressus apertus* WENGER
- C. (A.) compressus subnudus* STOLLEY

Taxonomie nach URLICHS & MUNDLOS (1987)

Doloceratites SCHRAMMEN (1928):

- C. (D.) robustus terminus* WENGER

Opheoceratites SCHRAMMEN (1928):

- C. (O.) compressus compressus* PHILIPPI
- C. (O.) compressus subnudus* STOLLEY
- C. (O.) compressus similis* RIEDEL
- C. (O.) raricostatus* RIEDEL

6.4 Frage nach Bedingungen für Speziation

Ceratiten sind zwar nur in Steinkernform erhalten geblieben, dessen ungeachtet handelt es sich um Reste einstiger Meerestiere und als solche sollten sie stets behandelt werden. Charakteristisch für ihre evolutionäre Entwicklung im Muschelkalkmeer ist der gemeinsame und zeitgleiche skulpturale Wechsel an den Biozonengrenzen (REIN 1999). Das macht sie in der Geologie als biostratigraphische Leitfossilien

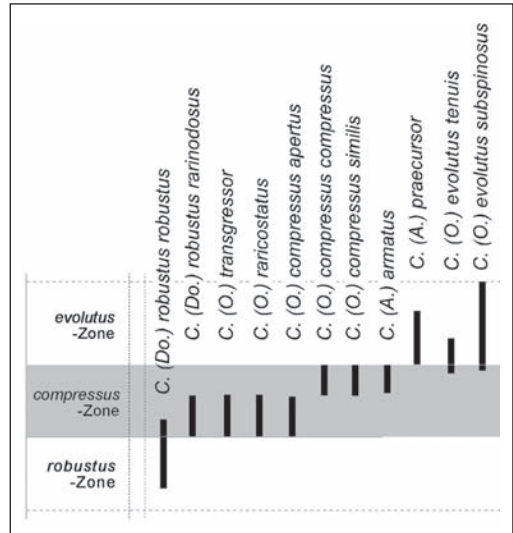


Abb. 25: Stratigraphische Verbreitung der Ceratiten in der *compressus*-Zone (Ausschnitt aus URLICHS 1993). In dieser Darstellung erscheinen und verschwinden allein in der *compressus*-Zone Ceratiten aus 3 Gattungen, 4 Arten und 5 Unterarten (vergl. SCHRAMMEN 1928). Die Frage nach dem „Woher“ und dem „Wohin“ bleibt offen.

für die Chronostratigraphie des Oberen Muschelkalles unentbehrlich (s. Abb. 29). Isochrones Verhalten beim Morphologiewandel der Ceratitenpopulationen gilt aber auch als sicheres Indiz für einen gemeinsamen Genfluß zwischen den Fortpflanzungsgemeinschaften. Im vorliegenden Fall ist die Umstellung von der vormals dichotomen Skulpturierung der Wohnkammer (*robustus*-Zone) auf nodose Skulptur (*compressus*-Zone) ein außerordentlich komplexer und markanter Entwicklungsgang.

Derartig morphogenetische Wechsel auf Populationsebene sind jedoch Grundprozesse der Evolution und keine Speziation.

Die Analyse der Skulpturmerkmalsverteilung in einer klassischen „Mendel-Population“ aus der mittleren *compressus*-Zone von Erkeln präsentiert beispielhaft diesen evolutionären Wandel. Sie widerspiegelt eine zeitlich punktuelle Bestandsaufnahme des Genpools der ausgedehnten Fortpflanzungsgemeinschaften zwischen Erkeln und Niesen (s. Abb. 1).

Der entscheidende Morphologiewechsel von dichotomer zu nodoser Wohnkammerskulptur vollzieht sich allmählich und gut sichtbar. Er ermöglicht damit anhand der prozentualen Merkmalsverteilung die Rekonstruktion genetischer Vorgänge im Gen-

Skulpturmerkmalsverteilung in der Population

	GK1	GK2	GK3	GK4	GK5	Gesamt	GK1-5	ab Mittelwert
<i>pulcher</i> -Merkmale	32	15				47 (4%)		
<i>robustus</i> -Merkmale	43	74	45	5	4	171 (16%)	25%	12%
<i>terminus</i> -Merkmale	9	25	16	2		52 (5%)		
<i>compressus</i> -Merkmale	4	70	337	219	57	687	64%	76%
<i>evolutus</i> -Merkmale		6	52	44	1	103	10%	12%

- Abb. 26:** zugrunde gelegte phänotypische Merkmalsdefinition
- pulcher* – dichotom stehende winzige Knötchen oder Fältchen auf der Wohnkammer
 - robustus* – dichotom stehende Knoten oder Wülste auf der Wohnkammer
 - terminus* – neben einer Einfachrippe steht marginal jeweils ein Marginalknoten
 - compressus* – Querschnitt der Einzelrippe oval
 - evolutus* – Querschnitt der Einzelrippe rechteckig

pool zu objektivieren.

Die Verlagerung der Merkmalsdominanz beginnt bereits in den Populationen am Übergang der *robustus*- zur *compressus*- Biozone und hat eine enorme Variationsbreite (vergl. STOLLEY 1916) zur Folge. Dabei bleibt die dichotome Grundskulptur frühontogenetisch erhalten und wird beim Gehäusewachstum zunehmend vom neu erworbenen Skulpturmerkmal (Rippenquerschnitt oval) überdeckt. Frühontogenetische Bildungen unterschiedlicher Biozonen sind morphologisch annähernd konvergent. Sie unterscheiden sich jedoch erheblich von ihren adulten Formen (Abb. 12).

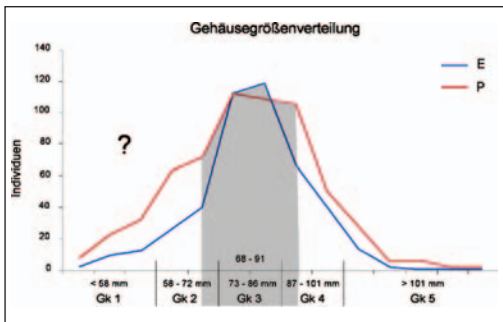


Abb. 27: Gehäusegrößenverteilung

Das Diagramm der Gehäusegrößenverteilung vermittelt fälschlich das Bild einer Normalverteilung. Die Ursache für diese Interpretation liegt im Phänomen der seltenen fossilen Überlieferung juveniler Ceratiten im Oberen Muschelkalk. Für diese fehlenden Individuen steht das Fragezeichen. Diese Situation und der erhebliche morphologische Unterschied zu ihren adulten Formen (Abb. 12a-d) muß bei statistischen Analysen berücksichtigt werden. Die Untersuchung zeigt, daß bei jugendlichen Ceratiten die Ausbildung des neuen Zonenmerkmals (ovaler Rippenquerschnitt) bis zum Erreichen des Mittelwertbereiches der Gehäusegrößen noch nicht zu erwarten ist. Deshalb werden zur Analyse der Skulpturmerkmalsverteilung erst Individuen ab einem Enddurchmesser von 68 mm hinzugezogen.

Folglich können nur im Populationsverband geborgene juvenile Individuen zweifelsfrei ontogenetischen Entwicklungsstadien zugeordnet werden.

Zudem sind jugendliche Morphen aus diagenetischen Gründen leider nur selten fossil erhalten. Auf die spezifische Problematik der fehlenden Überlieferung juveniler Ceratiten im Oberen Muschelkalk wurde bereits mehrfach eingegangen (REIN 1999; 2003). Das hat zur Folge, daß ca. 90% der Individuen natürlicher Populationen für eine Bearbeitung nicht zur Verfügung stehen (REIN 2003b). Das Fragezeichen der linken Polygonseite steht für diese fehlenden Individuen. Die scheinbare Normalverteilung im Diagramm widerspiegelt folglich nicht die reale Zusammensetzung der einstigen Population.

Die Gehäusegrößenverteilung der *compressus*-Population basiert auf den Maßen des Phragmokondurchmessers „D2“ als objektiven Bezugspunkt. Aus dem Mittelwert (55 ± 7,8) und dem Wachstumsfaktor der logarithmischen Spirale (D1/D2 = 1,2) lassen sich die Enddurchmesser (DE) mit 68 bis 91 mm für diesen Mittelwertbereich berechnen. In diesem zentralen Sektor der Verteilung ist das zahlenmäßige Verhältnis der Individuen E : P mit 1 : 1,09 annähernd ausgeglichen. Diese Relation verschiebt sich jedoch bei den kleineren Morphen gegen 1 : 2,04 und den größeren Individuen auf 1 : 1,7.

Da bei den jugendlichen Ceratiten der Größenklasse 1 (DE < 58 mm) die Ausbildung des neuen Zonenmerkmals noch nicht zu erwarten ist, verfälscht die Dominanzkorrelierung (25 : 64 : 10) mit dieser Größenklasse das Gesamtbild. Bezieht man in das Kalkül lediglich Individuen ein, die den Mittelwertbereich (DE = 68 mm) erreicht haben, dann erhält man das ausgeglichene Verhältnis einer Normalverteilung mit **12 : 76 : 12!**

Im Genpool der mittleren *compressus*-Zone stehen noch 12% der Merkmalsausbildungen der *robustus*-Zone bereits 12% der neuen erst kommenden *evolutus*-Zone gegenüber.

Die Merkmalsverteilung in der großen *compressus*-Population von Erkeln zeigt, daß sich der evolutionäre morphologische Wandel in den Größenklassen zwei bis vier vollzieht. Überraschend setzt sich in dieser Phase nicht die zu erwartende Variante der phylogenetischen Größenzunahme durch. Vielmehr erfolgt der Wechsel von *compressus*- zu *evolutus*-

Merkmale (Einfachrippen erreichen die Höhe der Externseite - der vormalig ovale Rippenquerschnitt wird rechteckig) im Gehäusegrößenbereich zwischen 73–101 mm. Diese durchschnittliche Endgröße adulter Gehäuse bleibt bis in die untere *evolutus*-Zone unverändert.

Somit ist die einfachrippige Skulpturvariante der Ceratiten der *compressus*-Zone lediglich ein morphologisches Zwischenglied in der phylogenetischen Entwicklung von der ersten dichotomen Phase zur ersten nodosen Phase (REIN 2001).

6.5 Erkenntnisse und Schlussfolgerungen

Allgemeingültige Aussagen zu Taxonomie und Biologie sind durch Merkmale von Einzelbelegen nicht zu erwarten. Gleiches gilt für statistische Wertungen mit Belegstücken unterschiedlicher stratigraphischer und geographischer Herkunft. Erst mit der optimalen Anzahl von Individuen einer Fortpflanzungsgemeinschaft ist die umfassende statistische Erfassung biologisch relevanter Daten möglich.

Übereinstimmend mit den Ergebnissen der *spinosus*-Population bestätigen ausnahmslos alle Individuen der *compressus*-Population den gleichen Trend im Rahmen der Mittelwerte und damit gemeinsame Speziesmerkmale in den Gesamtverteilungen.

Die zum Teil beträchtliche prozentuale Standardabweichung ist ein Beleg natürlicher Variationsbreite.

Populationsverhalten der Morphen „E“ und „P“

Wie bei *C. spinosus* können auch innerhalb der *compressus*-Population die Dimorphen „E“ und „P“ zwei ontogenetisch deutlich abgrenzbaren Individuengruppen zugeordnet werden. In der vergleichenden Darstellung ontogenetischer Parameter aufeinander folgender Größenklassen wird das jeweilige Verhalten der Dimorphen zueinander sichtbar. Alle Ontogenie-Indizes vermitteln Hinweise auf ein deutlich spezifisches Wachstumsverhalten der Dimorphen.

Mit ihren generell größeren Septenabständen demonstriert die Morphe „P“ ein schnelleres Gehäusewachstum. Im Gegensatz dazu neigt die Morphe „E“ mit enger stehenden Septen und einer vorgezogenen finalen Lobendrängung zu einem geringeren Wachstumstempo. Gleichgroße Steinkerne verschiedener Mor-

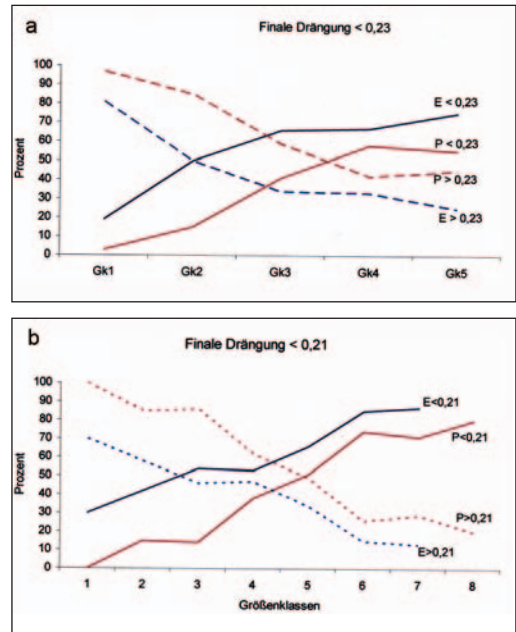


Abb. 28: Drängungsvergleich

Ein Vergleich der finalen Lobendrängung der Dimorphen *compressus* aus Erkeln und *spinosus* aus Thüringen offenbart die gleiche Verhaltensweise. Bezogen auf den Mittelwert 0,23 bzw. 0,21 als vermutetes Zeichen der erlangten Geschlechtsreife eilen in beiden Populationen jeweils 50% der „E“-Morphen den „P“-Morphen um zwei Größenklassen voraus. Ihr ontogenetisches Verhaltensmuster entspricht dem weiblicher und männlicher Individuen in rezenten Fortpflanzungsgemeinschaften. Die verwendeten Bezeichnungen „E“ und „P“ stehen deshalb bei germanischen Ceratiten für Sexualdimorphismus.

phen vertreten somit ein unterschiedliches Lebensalter. In diesem gegensätzlichen physiologischen Verhalten zwischen den Ontogeniestadien wird die unterschiedliche Strategie beim Erreichen der Geschlechtsreife eindrucksvoll sichtbar. Die Dimorphen „E“ und „P“ verhalten sich zueinander wie männliche und weibliche Tiere innerhalb rezenter Populationen. Identisch mit den spinosen Individuen (REIN 2003) bestätigen sie damit den Beleg von Geschlechtsdimorphismus bei den germanischen Ceratiten.

Die evolutionäre Entwicklung der germanischen Ceratiten entspricht einer mehr oder weniger kontinuierlich zeitlichen Abfolge von Populationen bei allmählicher Änderung der Merkmalsverteilung. Dies geschieht im Prozess einer ständigen morpho-physiologischen Anpassung an sich ändernde ökologische Bedingungen und ist keine Speziation. Dabei bleibt die Ausbildung gleicher phänotypischer Merkmale adulter Mor-

phen zeitlich auf eine Biozone begrenzt. Beispielhaft sichtbar wird dieser Entwicklungsgang mit der Normalverteilung der phänotypischen Merkmale im Genpool der Erkeln-Population für die Zeitebene der mittleren *compressus*-Zone.

Jede morphologische Besonderheit der Wohnkammer wird bisher als Anlaß zur Bezeichnung mit einem Artnamen genutzt. Derartige Artbeschreibungen basieren auf dem Chronospezies-Konzept (WILLMANN 1985). Sie sind willkürlich durch ein gewisses Maß an Merkmalsunterschieden begrenzt und im Gegensatz zu Biospezies künstliche Bildungen. Damit unterliegen sie nicht den internationalen Regeln für die zoologische Nomenklatur.

Aufgrund ihres zeitlich begrenzten Auftretens eignen sich diese Zeitformbegriffe der Ceratiten aber hervorragend für stratigraphische Zwecke in der Geologie (Abb. 29).

Die Normalverteilung der phänotypischen Skulpturmerkmale im Genpool der *compressus*-Population (Abb. 26), der immer zeitgleiche Merkmalswechsel aller Morphen an den Biozonengrenzen sowie das integrierte Sexual-Dimorphismus-Verhalten ist nur mit einem zu keiner Zeit unterbrochenen Genfluß zwischen allen Ceratitenpopulationen zu erklären. Ein derartiges Reproduktionsverhalten setzt jedoch gemeinsame Artzugehörigkeit voraus.

Biologisch sind die Individuen der *compressus* - Population aus Erkeln *Ceratites nodosus* in der Zeitform *Ceratites compressus*.

7. Chronospezies und Biostratigraphie

Die biostratigraphische Bedeutung der Ceratiten und die Gliederung des Oberen Muschelkalkes in Ceratitenzonen ist seit RIEDEL (1916) anerkannt und unbestritten. Trotzdem wird stratigraphisch vorwiegend mit Faziesbestimmungen und Faziesvergleichen gearbeitet. Korrelationen von Bänken und Sequenzen sind zwar üblich, jedoch bleiben immer Zweifel an ihrer zeitgleichen Entstehung.

Der Morphologiewechsel der Chronospezies an den Biozonengrenzen erfolgt immer isochron. Neben dem kurzzeitigen Auftreten der seltenen Brachiopo-

den *Tetractinella trigonella* und *Punctospirella fragilis* ermöglichen die Ceratiten als biostratigraphische Leitfossilien mit dem Faktor Zeit eine lückenlose chronostratigraphische Schichtverfolgung im Oberen Muschelkalk. Am Beispiel des Profilvergleichs zwischen Erkeln und Troistedt über eine Distanz von 161 km wird einerseits die unterschiedliche fazielle Entwicklung deutlich sichtbar (Abb. 29). Eine rein lithologische Korrelation dieser Profile wäre sicherlich mit Schwierigkeiten verbunden. Auf der Grundlage der Biozonenentwicklung ist andererseits die Schichtmächtigkeit und der jeweilige Zeitpunkt der Änderung der Biozonenmächtigkeit nachvollziehbar. Die Korrelation wurde jedoch nur aufgrund der horizontalen Zuordnung der Ceratiten bei der Profilaufnahme möglich.

Durch paralleles Verschieben der Zonengrenzen gegeneinander können Zeitpunkt und Umfang der Sedimentationsänderung zeitlich exakt eingegrenzt werden. Kausalität der Entstehung der Fazieswechsel und Mächtigkeitsänderungen sind jedoch Gegenstand einer weiteren Arbeit.

Voraussetzung für das Verständnis dieser biostratigraphisch/chronostratigraphischen Darstellung ist die Legitimation der germanischen Ceratiten als isochrone Lebewesen und Zeitmesser. Auf diese Weise erweisen sich die typologisch geprägten Zeitformbezeichnungen in der Geologie als biostratigraphische Leitfossilien für die Chronostratigraphie des Oberen Muschelkalkes als unentbehrlich.

Dank

In den Jahren 1991 bis 1995 gelang es Herrn Manfred Schulz (Großenlüder) im Steinbruch Erkeln gezielt ca. 1500 *Ceratites compressus* aus dem gleichen stratigraphischen Niveau zu bergen und sorgfältig zu präparieren. Mit dieser beharrlichen und zeitaufwendigen Arbeit legte er das Fundament für diese Populationsanalyse. Dafür möchte ich mich bei Herrn Schulz ganz herzlich bedanken. Dank gebührt auch Herrn Walter Koch, seinem zeitweiligen Partner aus Großenlüder, der mir ebenfalls sein Material zur Verfügung stellte. Zu Dank verpflichtet bin ich auch Herrn Franz Bielefeld (Brakel), Inhaber des Steinbruches Erkeln. Er unterstützte uns über Jahre bei der Sammeltätigkeit und den Profilaufnahmen im Betriebsgelände. Ein besonde-



Abb. 29: Profilvergleich Erkeln - Göttingen - Troistedt, Legende siehe Abb. 1

rer Dank gilt ebenfalls den Herren Sebastian Brandt (Erfurt), Klaus Ehrhardt (Stadttilm) und Dr. Walter Elger (Berlin) vom Trias-Verein für die Mitwirkung bei der letzten Profilaufnahme, Herrn Dipl. Biol. Matthias Hartmann (Erfurt) für die anregenden Diskussionen und Herrn Klaus Ebel (Markdorf) für die Übersetzung der Zusammenfassung.

Literatur

- BOURGUET, L. (1742): Traite des petrifications avec figures. - Part 2. 21 pp. Briasson, Paris.
- BRUGUIERES, M. (1789): Encyclopédie Méthodique. - Histoire naturelle des Vers. 757 pp. Panckoucke, Paris.
- BUCH, H. VON (1849): Über Ceratiten. - Abh. Königl. Akad. Wissensch., 1850: 1-12, 5 Taf., Berlin.
- BUSSE, E. (1972): Zur Stratigraphie des Oberen Trochitenkalks im Diemeltal bei Warburg. - Notizbl. hess. LABodenforsch. **100**: 135-152, 2 Abb., Wiesbaden.
- DE HAAN, G. (1825): Monographiae Ammoniteorum et Goniatiteorum Specimen. - II + 168 S. Leyden (Hazenberg), S. 157.
- HIEKE, W. (1966): Stratigraphie (Trias, Tertiär) und Tektonik am Remsfelder Grabenknoten (nördliches Hessen). - Notizbl. hess. LA Bodenforschung **94**: 201-234, 7 Abb., Wiesbaden.
- ICZN (2000): Internationale Regeln für die Zoologische Nomenklatur, 4. Aufl., Offizieller deutscher Text. - Abhandlungen des naturwissenschaftlichen Vereins Hamburg (NF) **34**, 232 S., Hamburg.
- LACHMUND, F. (1669): Oryktographia Hildesheimensis sive admirandorum fossilium quae. - bey J. Mülleri, Hildesheim.
- MONTFORT, D. DE (1808): Conchyliologie systématique, et classification méthodique des Coquilles. [Le nautilite dèprimè] Bd. 1: LXXXVII + 409 S., 100 Abb., pp. 298-303, Pl. L, Fig. 1, Paris (Schoell)
- OCKERT, W. & S. REIN (2000): Biostratigraphische Gliederung des Oberen Muschelkalks in Thüringen. - Beitr. Geol., Thüringen, N.F. **7**: 195-228, 17 Abb., 2 Tab., 1 Beil., Jena.
- QUENSTEDT, F.A. (1845-1849): Die Cephalopoden. Petrefactenkunde Deutschlands: 1. Abteilung. - 580 pp. Fues, Tübingen.
- REIN, S. (1988): Über die Stellung der Ceratiten (Ammonoidea, Cephalopoda) der *enodis/laevigatus*-Zone (Oberer Muschelkalk, Unterladin) Thüringens im Stammbaum der germanischen Ceratiten. - Freiburger Forschungsh., C **427**, 101-112, 15 Abb., Leipzig.
- (1999): Über *Ceratites armatus* PHIL. und *Ceratites münsteri* PHIL. aus dem Oberen Muschelkalk Thüringens. - Veröff. Naturhist. Mus. Schleusingen **14**: 43-51, 16 Abb., Schleusingen.
- (2001): Neue Erkenntnisse zur Evolutionsbiologie der germanischen Ceratiten. - Ontogenese, Phylogense und Dimorphismusverhalten. Freiburger Forschungshäfte C 492, **9**: 99-120, 5 Abb., 4 Taf., Freiberg.
- (2003a): Zur Biologie der Ceratiten der *spinusus*-Zone - Ergebnisse einer Populationsanalyse - Teil I: Populationsstatistik, Sexual-Dimorphismus und Artkonzept. - Veröff. Naturkundemuseum Erfurt, **22**: 43-67, 16 Abb., 2 Prof., Erfurt.
- (2003b): Die „Mundwerkzeuge“ der Ceratiten des Oberen Muschelkalkes. - Analyse der „Kronacher Ceratitenplatte“ - Veröff. Naturhist. Mus. Schleusingen **18**: 17-26, 21 Abb.
- (2004): Zur Biologie der Ceratiten der *spinusus*-Zone - Ergebnisse einer Populationsanalyse - Teil II: Variationsbreite der Skulptur- und Suturbildungen. - Veröff. Naturkundemuseum Erfurt **23**: 33-50, 20 Abb., 2 Prof., Erfurt.
- (2005): Zur Biologie der Ceratiten der *spinusus*-Zone - Ergebnisse einer Populationsanalyse - Teil III: Schlussfolgerungen zur biologischen Organisation und Lebensweise des Ceratitentieres. - Veröff. Naturkundemuseum Erfurt **24**: 13-34, 18 Abb., Erfurt.
- ROSE, K.-H. (1986): Ceratiten-Verbreitung im Oberen Muschelkalk des Weserberglandes am Beispiel der Profile von Daspe und Großenberg. - Aufschluß **37**: 294-312, 6 Abb., Heidelberg.
- SANDBERGER, F. (1867): Die Gliederung der Würzburger Trias und ihrer Aequivalente. - Würzburger naturwiss. Z. **6** : 157-191, Würzburg.
- SCHUECHZER, J.J. (1718): Natur-Historie des Schweizerlandes, III. Theil. - Zürich bey Heidegger und Comp. 1752.
- SCHLOTHEIM, E.F. VON (1813): Beiträge zur Naturgeschichte der Versteinerungen in geognostischer Hinsicht. - Taschenbuch f. d. gesamte Min., hrsg. C.C. Leonhard, **7**. Jg., 1. Abt., 3-134, Taf. 1-4.
- SCHRAMMEN, A. (1928): Die Lösung des Ceratitenproblems. - Ztschr. dtsh. Geol. Ges. **80**: 26-42, Berlin.
- (1933): Ergebnisse einer neuen Bearbeitung der germanischen Ceratiten. - Jb. Preuß. Geol. L.-A., **54** : 421-439, Taf. 26-28, Berlin.
- SCHRÖTER, J. S. (1776): Von den Ammoniten der Weimarischen Gegend. - Der Naturforscher, II. Stück; XI.: 169-193, bey J.J. Gebauers Witwe u. J. J. Gebauer, Halle.
- SEDLAG, U. & E. WEINERT, E. (1987): Biogeographie, Artbildung, Evolution. - VEB Gustav Fischer Verlag Jena: 331 S., 120 Abb., 11 Tab., Jena.
- URLICHS, M. (1993): Zur Gliederung des Oberen Muschelkalks in Baden-Württemberg mit Ceratiten. - Sonderbände der Ges. für Naturkunde in Würt., 2:153-156, 1Abb., Stuttgart, Korb (Goldschneck).
- 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.
- VATH, U. & M. URLICHS (1990): Zur Ceratiten-Stratigraphie im Oberen Muschelkalk (Mitteltrias) bei Göttingen (Südniedersachsen). - Geol. Jb. Hessen **118** : 127-147, 1 Abb., 1 Tab., 7 Taf., Wiesbaden.
- WENGER, R. (1957): Die germanischen Ceratiten. - Palaeontographica A, **108**, 57-129, Taf. 8-20, 44 Abb., Stuttgart.
- WILLMANN, R. (1985): Die Art in Raum und Zeit. - Verl. P. Parey, 207 S., 46 Abb., Berlin und Hamburg.

Anschrift des Verfassers:

Dipl. -Lehrer Siegfried Rein
Hubertusstraße 69
99094 Erfurt
eMail: SRein@t-online.de

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: 2006

Band/Volume: [25](#)

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

Artikel/Article: [Zur Biologie der Ceratiten der compressus-Zone - Ergebnisse einer Populationsanalyse 47-68](#)