

Die Biologie der Ceratiten der *flexuosus*-, *sequens/pulcher*- und *semipartitus/meissnerianus*-Zone - Entstehung und Aussterben der Biospezies *Ceratites nodosus**

SIEGFRIED REIN, Erfurt-Rhoda

Zusammenfassung

Der mit seiner Fossilführung im Oberen Muschelkalk einzigartige Aufschluß Troistedt (Thüringen) lieferte lückenloses Belegmaterial der Ceratiten der *flexuosus*- und *sequens/pulcher*-Zone. Die Analyse des Integrationsverhaltens der Immigranten im neu entstandenen Lebensraum basiert auf Parametern von 726 Individuen in vier Entwicklungsphasen im Zeitraum von zwei Biozonen.

Die Phänotypen der Immigrationsphase „a“ sind mit gruppenspezifischen Merkmalen auffallend heterogen. Dazu zählen Morphen mit ammonitischer und ceratitischer Sutur, Fadenkiel und Ventralskulptur. Als einzige Gemeinsamkeit besitzen sie ein bis 10 cm großes Gehäuse mit sichelförmig nodos skulpturierter Wohnkammer und unterschiedlich stark dichotom beknotetem Phragmokon. Beim Integrationsprozess dieser verschiedenartigen Immigranten-Morphen kommt es zur größten genetischen Vielfalt in der Ceratiten-Phylogenie.

Mit dem Vergleich der statistisch erfaßten morphologisch/physiologischen Veränderungen in der Zeit zwischen Phase „a“ und „b“ gelingt der Nachweis, daß diese gemischten Individuen-Gruppen untereinander sexuell fortpflanzungsfähig waren. Die zu dieser Fortpflanzungsgemeinschaft gehörenden Individuen bilden damit eine von ihrer Stammart in der Tethys? reproductiv isolierte Tochterart, die Biospezies *Ceratites nodosus*. Die morphologisch anhaltend heterogenen Immigranten-Individuen der Phasen „a“ und „b“ gehören als erste Zeitform zur Chronospezies *Ceratites flexuosus* in der *flexuosus*-Biozone.

Zwei genetisch basierte Aspekte dominieren die evolutiven Veränderungen in Phase „c“.

Die Zunahme des Dichotomieanteils auf der Wohnkammer mit >50% und die Verringerung der Gehäusegröße

haben eine deutliche Veränderung des phänotypischen Erscheinungsbildes zur Folge. Noch bedeutender sind jedoch die Modifikationen der ontogenetischen Parameter und der Immigrantenmerkmale bei den Dimorphen „E“ und „P“. Obwohl die phänotypische Variationsbreite noch sehr groß bleibt, hat die Maximierung der Dichotomieanteile auf der Wohnkammer bereits in Phase „d“ eine gewisse Stabilisierung der Gehäuseparameter zur Folge. *Ceratites pulcher* („P“) und *Ceratites sequens* („E“) sind willkürliche Begriffe für die Chronospezies der immer noch heterogenen Individuen der Zeitphasen „c“ und „d“.

An der *sequens/pulcher*-Biozongrenze haben sowohl die ontogenetischen Parameter als auch die rezessiven Merkmale der Immigranten das Niveau der Individuen der *philippii/robustus*-Zone und damit den genetischen Flaschenhals („bottleneck“) erreicht.

Mit der Bildung eines beständigen Genpools ist der langwierige Speziationsprozess der Biospezies *Ceratites nodosus* vollzogen. Die Dimorphen *Ceratites robustus* und *Ceratites philippii* sind die ersten Ceratiten-Chronospezies mit einer für die Normalverteilung der Gehäuseparameter bedingt optimierten Variationsbreite.

Das konstant nachweisbare Dimorphismus-Verhalten ist lückenlos und gleichartig bis ans Ende der Ceratiten-Phylogenie zu verfolgen. Die letzten Dimorphen sind die Chronospezies *Ceratites semipartitus* („E“) und *Ceratites meissnerianus* („P“). Vom Zeitpunkt der Immigration bis zu den Individuen der letzten Biozone vervierfachte sich die Gehäusegröße. Im gleichen Zeitraum erfolgte in der Wohnkammer die Verlagerung des apikalen Weichkörpers von einer aszendenten in eine deszendente Position. Die Gehäusemorphologie der letzten Dimorphen verharrt auf den frühontogenetischen Merkmalsstrukturen, welche auch bei den Gehäuseparametern wieder denen der Immigranten ähneln.

* Diese Publikation widme ich meinem langjährigen Mitstreiter Willy Ockert (Ilshofen). Seine erste Profilaufnahme in Troistedt bildet das Fundament dieser Arbeit.

Summary

The biology of the *Ceratites* of the *flexuosus*-, *sequens/pulcher*- and *semipartitus* / *meissnerianus*-zone. - Speciation and extinction of the biospecies *Ceratites nodosus*

The abundance of fossils make Troistedt (Thuringia) a unique site of the Upper Muschelkalk. It delivered complete documentary evidence of *Ceratites* of the *flexuosus*- and *sequens/pulcher*-zone. The analysis of the integration of the immigrants in the newly developed biosphere is based on parameters of 726 individuals out of 2 bio-zones and 4 phases of development.

The phenotypes of immigration-period "a" are remarkably heterogeneous in their groupspecific characteristics. Rated among are individuals with ammonitic and ceratitic suturelines, "Fadenkiel" and sculptured venter. The only similarity is a 10 cm sized shell with sickle-shaped nodes on the bodychamber and a variably strong dichotomous noded phragmocone.

The process of integration of these differing molds of immigrants resulted in the widest genetic diversity during the Ceratite-phylogeny.

With the comparison of the statistically captured morphological/physiological changes between phase "a" and "b" the evidence that these mixed group of individuals where sexually fecund succeeded.

The individuals belonging to this population represent a reproductive isolated daughter species from their tethyal? parent species, the biospecies *Ceratites nodosus*.

The lasting morphologically heterogeneous immigrant individuals of period "a" and "b" belong as first mold to the chronospecies *Ceratites flexuosus* of the *flexuosus*-biozone.

The evolutionary changes in phase "c" are dominated by two genetically based aspects.

The increase of dichotomy on the bodychamber by >50% and the decreasing shellsize resulted in a distinctive modification of their phenotypical appearance. Even more significant are the modifications of the ontogenetic parameters and the main features of the immigrant dimorphes "E" and "P". Although the range of variation stays still large, the maximising of dichotomy on the bodychamber leading to a certain stabilising of shell-parameters already in phase "d". *Ceratites pulcher* ("P") and *Ceratites sequens* ("E") are arbitrary concepts for the chronospecies of the still heterogeneous individuals of the phases "c" and "d".

At the border of the *sequens/pulcher*-biozone the ontogenetic parameters as well as the recessive characteristics of the immigrants reached the level of the molds of the *philippii/robustus*-zone and therewith the genetic bottleneck.

With the formation of a consistent gene-pool the lengthy process of speciation of the biospecies *Ceratites nodosus* is consummated. The dimorphes *Ceratites philippii* and *Ceratites robustus* are the first Ceratite-chronospecies with a Gaussian distribution of shell-parameters reflecting the conditionally optimised range of variation.

The constantly provable sexual dimorphism is unbroken, congeneric and traceable until the end of the Ceratite-phylogeny. The last dimorphes are the chrono-species *Ceratites semipartitus* ("E") and *Ceratites meissnerianus* ("P"). From the moment of immigration until the individuals of the last bio-zone the shellsize quadrupled. At the same period of time the apical soft-body relocated from an ascendent into a descendent position in the body-chamber. The morphology of the shell freezes early ontogenetic characteristics, which is reflected in shell-parameters that are similar to the ones of the immigrants.

Key words: Trias, Upper Muschelkalk, *Ceratites*, immigration and extinction, biospecies, chronospecies, speciation, sexualdimorphism, taxonomy, phylogeny

1. Einleitung

Ausgangspunkt und Grundlage für eine biologische Sichtweise der germanischen Ceratiten waren zwei Populationsanalysen (REIN 1988a/b) bei denen die Schwerpunktverlagerung der Merkmalserfassung vom Einzelindividuum auf die Variabilität der Populationsebene verlegt wurde. Sie machten die Unvereinbarkeit mit der typologischen Zergliederung der Ceratitenfolge in Gattungen, Untergattungen, Arten und Unterarten mit Stammsträuchern und Stammbäumen (WENGER 1957, URLICHS & MUNDLOS 1980; 1987) deutlich.

Große Individuenzahlen aus exakt horizontalen Aufsammlungen (REIN 1999; 2003; 2006) ermöglichten den statistischen Nachweis der evolutionären Entwicklung einer Biospezies mit Dimorphismusverhalten.

Im Unterschied zu diesen bisherigen Untersuchungen auf Populationsebene geht es nachfolgend um das evolutionsbiologische Verhaltensmuster von Individuen in aufeinander folgenden Generationen. Das resultiert

aus der Analyse des umfangreichen in Troistedt gesammelten Belegmaterials von den Immigranten in das neu entstandene Muschelkalkmeer bis zu den Morphen im Liegenden der *robustus*-Zone.

Diese lückenlose Belegkette ist einer Gruppe von engagierten Sammlern zu verdanken, die mit Hilfe eines feinstratigraphischen Profils in Troistedt über 10 Jahre zielgerichtet und horizontal die Ceratiten samt Belegitfauna geborgen hat und dem Autor zur Bearbeitung zur Verfügung stellte.

Meßwerte des umfangreichen Belegmaterials aus der *semipartitus/meissnerianus*-Zone bei Bad Kissingen konnte der Autor dankenswerterweise bei fränkischen Sammlern erfassen.

Gemeinsam mit den Daten der neuesten Funde aus Reiffenhausen und Walburg kann somit auch die Biologie der jüngsten Ceratiten analysiert werden.

Auf diese Weise wird ein Vergleich des Verhaltensmusters der Aussterbekandidaten am Ende der evolutiven Entwicklung der Biospezies *Ceratites nodosus* mit dem der Immigranten möglich.

2. Meßwerte

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. Zusätzlich wird mit neuartigen vom Phragmokon stammenden Werten versucht, aus der Dynamik des Septenbaues objektiv vergleichbare ontogenetische Aussagen abzuleiten (REIN 2003).

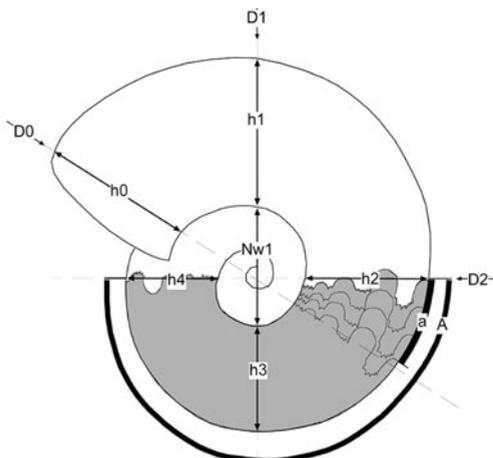


Abb.: Meßwerte-Schema

Durchmesser: D0; D1; D2
 Windungshöhe: h0; h1; h2; h3; h4; h5 =
 $(h_2+h_3+h_4)/3$; h6 = $(h_2+h_3+h_4)/3$
 Windungsbreite, gemessen zwischen den lateralen Skulpturelementen: b0; h1; b2; b3; b4
 Nabelweite: Nw0; Nw1; Nw2

a: Abstand vom ersten zum dritten Marginalsattel
 A: Abstand der Marginalsättel über 180°
 G: Anzahl der Septen auf diesem Abschnitt

Daraus berechnete Gehäuse-Parameter

Außenspirale: As = D2 / D1
 Nabelweite: N = (Nw / D) * 100
 Gehäusequerschnitt: Q = (b / h) * 100
 Scheibenzunahme: S = (h / D) * 100
 Windungszunahme: W = (h3 / h1) * 100

Da die Septalfäche der Morphologie des apikalen Weichkörpers zum Zeitpunkt ihres Einbaues im hinteren Bereich der Wohnkammer entspricht, sind die Septen elementare physiologische Informationsträger. Das Entschlüsseln dieser beim Septenbau gespeicherten Informationen erfolgt mit einem eigens dafür entwickelten Meßschema. Dabei erhält man vergleichbare ontogenetische Parameter für alle Gehäusegrößen und Chronospezies.

Ontogenie-Parameter

Anzahl der Septen auf 180° vor der Wohnkammer:

G

Drängungs-Index als analoge Größe für finale Lobendrängung:

DI = $(a / h_5) / 3$

Wachstums-Index als analoge Größe für den Ontogenieverlauf:

WI = $(A / h_6) / G$

Mit den Werten „a“ (= Abstand der letzten drei Marginalsättel), der gemittelten Röhrenhöhe auf diesem finalen Phragmokonabschnitt „h5“ [= $(h_2+h_3+h_4)/3$] und der Formel $(a / h_5) / 3$ wird der relativierte Anteil eines Septums in der letzten Lebensphase eines Individuums 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 Phragmokons), der mittleren Röhrenhöhe auf diesem Phragmokonabschnitt „h6“ [= $(h_2+h_3+h_4)/3$], dem Wert „G“ (= Anzahl der Septen auf den finalen 180° des Phragmokons) und der Formel $(A / h_6) / G$ erhält man den relativierten Anteil eines Septums des letzten halben Umlaufes und damit angenähert eine Korrelationsmöglichkeit mit dem Drängungs-Index.

Anzahl der Septen, Drängungs-Index und Wachstums-Index sind biologische Parameter.

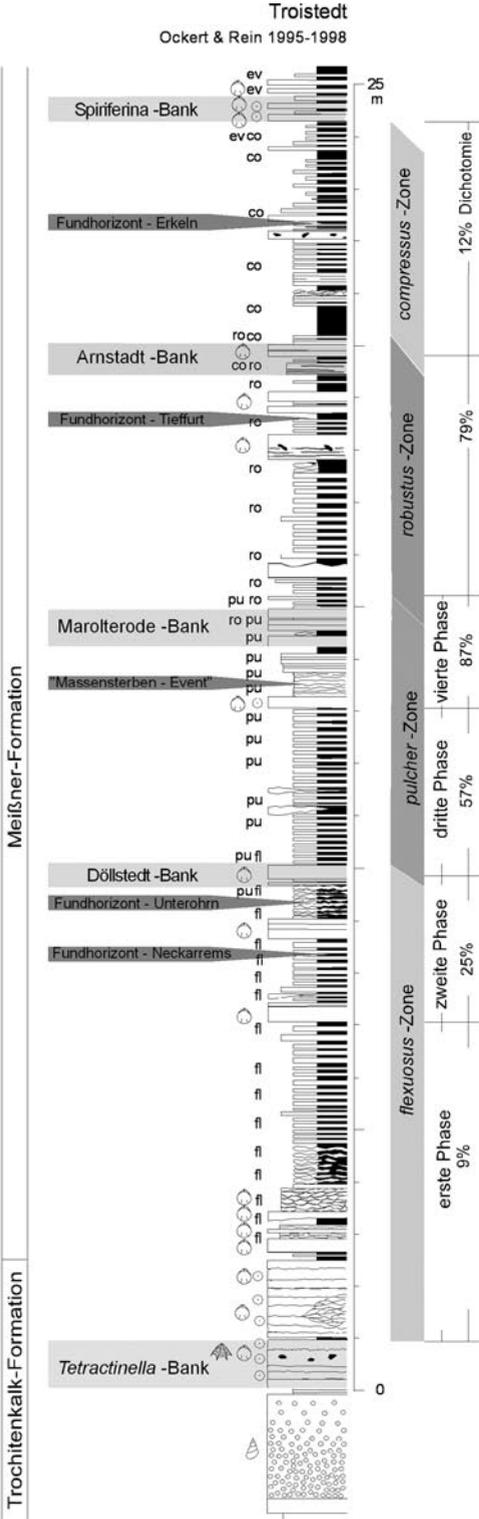
Sie ermöglichen Aussagen und Vergleiche zum Verlauf der Ontogenie eines Individuums und die errechneten statistischen Mittelwerte aller Individuen einer Population den evolutiven Trend einer Chronospezies.

Zusätzlich erfaßte Informationen

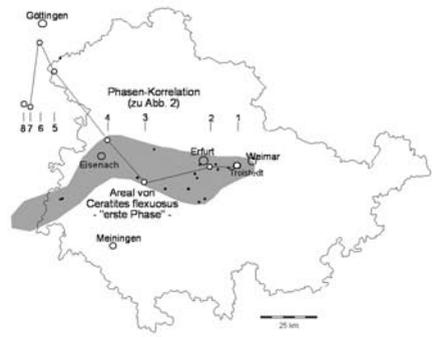
24 verschiedene exogene Merkmale (postmortale Bildungen), 26 verschiedene endogene Merkmale (besondere Bildungen des Weichkörpers z.B. nach Verletzungen) und 11 Suture-Merkmale (Bildungen des apikalen Weichkörpers)

Oberer Muschelkalk

Anis



Profil 1



Legende:

- Fossilien**
- Tetractinella trigonella*
 - Coenothyris vulgaris*
 - Trochiten
 - Ceratites evolutus*
 - Ceratites compressus*
 - Ceratites robustus*
 - Ceratites pulcher*
 - Ceratites flexuosus*

- Lithologie**
- Schilkkalkstein
 - Kalkstein (floatstone)
 - Kalkstein (mudstone)
 - Tonmergelstein
 - Knauerkalk
 - Oolith
 - Intraklasten

3. Die Morphen der *flexuosus*- und *sequens/pulcher*-Zone

3.1 Das Profil Troistedt

Der in Deutschland mit seiner Fossilführung im Oberen Muschelkalk einzigartige temporäre Aufschluß Troistedt liegt zwischen Erfurt und Weimar. Er entstand 1993 und ermöglichte erstmalig für Thüringen den Blick auf die ungestörte Schichtenfolge von der Grenze des Mittleren zum Oberen Muschelkalk bis zur *cycloides*-Bank. Aufgrund der Fossilhäufigkeit begann sehr schnell eine intensive Sammleraktivität. Um diese auf ein wissenschaftlich fundiertes Niveau zu heben, wurde auf Bitte des Autors im August 1995 von Willy Ockert (Ilshofen) und Alfred Bartholomä (Neuenstein) ein erstes lithostratigraphisches Profil aufgenommen.

Die von W. Ockert gezeichnete Schichtenfolge bildete die tägliche Arbeitsgrundlage für alle ernsthaft am wissenschaftlichen Erkenntnisprozess interessierten Sammler.

Das feinstratigraphische Profil und Details der Fossilführung wurde von W. Ockert und dem Autor über 7 Jahre verfeinert und ergänzt. Wichtigster Punkt war 1998 endlich der mühevollen Nachweis des Brachiopoden *Tetractinella trigonella*. Mit ihm konnte die exakte zeitliche Korrelation mit weiteren Aufschlüssen in Thüringen und über die Landesgrenze hinaus realisiert werden.

Das Profil 1 zeigt den für diese Analyse wichtigen Profilausschnitt von der *Tetractinella*-Bank bis zur *Spiriferina*-Bank. Dazwischen liegen mit Döllstedt-, Marolterode- und Arnstadt-Bank drei deutlich sichtbare Sequenzen mit Schillkalklagen. Bei diesen Neubezeichnungen handelt es sich um jeweils ca. zwei Meter mächtige Horizonte in denen die Skulptur-Merkmaländerung der Biozonen-Ceratiten erfolgt.

Der stets exakte Bezug auf diese Horizonte und die Zwischenschichten im Aufschluß mit der Profilzeichnung war Voraussetzung für das systematische Sammeln, Sichern und Registrieren aller Belegstücke. Die Fundlagen sowie die wichtigste Begleitfauna sind auf der linken Profیلseite vermerkt (Bezeichnungen s. Legende).

Ökologische Veränderungen, Anpassung an neue Umweltfaktoren und genetisch basierte phänotypische Steuerung bilden ein sich gegenseitig bedingendes Ganzes.

Um das graphisch sichtbar zu machen, erfolgt die Erfassung der Parameterwerte unterteilt in vier Phasen

zwischen den Sequenzen in den „Tonplatten“ und in den Schillkalkfolgen.

Die Analyse des Belegmaterials erfolgt somit aus den Ergebnissen von vier Phasen über zwei Ceratiten-Zonen. Der Bezug auf die Biozone und die jeweilige phänotypische Veränderung in diesen Zeitabschnitten (Wohnkammerskulptur mit Dichomieanteil) ist mit dem Maßstab auf der rechten Profیلseite aufgetragen. Zur besseren Bewertung werden zum quantitativen und qualitativen Vergleich die Gehäuseparameter der Populationsanalyse von *Ceratites robustus* (REIN 1988b) hinzugezogen.

Zum überregionalen Vergleich sind die bislang publizierten Untersuchungen eingezeichnet. URLICHS & MUNDLOS 1980, BARTHOLOMÄ 1985, REIN 1988b, REIN 2006. Außerdem wird auf ein Massensterben von *Ceratites sequens/pulcher* in Phase 4 hingewiesen.

Als absoluter Zeitbezug dafür dient die *Tetractinella*-Bank.

3.2 Material

311 *Ceratites flexuosus* / davon 287 aus Troistedt und 15 x Vergleichsmaterial aus Thüringen, 1x Hessen, 1x Bayern und 7 x Baden-Württemberg und

415 *Ceratites pulcher* / davon 376 aus Troistedt, sowie 23 x Vergleichsmaterial aus Thüringen, 5 x Niedersachsen, 2 x Hessen, 1 x Bayern und 6 x Baden-Württemberg.

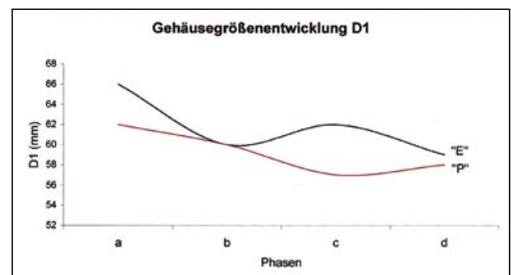
358 *Ceratites robustus* Population aus Tieffurt bei Weimar (REIN 1988b)

Die Erfassung der Daten veränderte sich in den vergangenen 20 Jahren nur wenig. Deshalb konnten die Parameter der Tieffurter *robustus*-Population (REIN 1988b) problemlos in die Bearbeitung mit einbezogen werden.

3.2.1 Gehäuseparameter

3.2.1.1 Gehäusegrößen

Im Gegensatz zu den bisherigen Vorstellungen vom kleinen „Einwanderer“ *C. atavus* erreichen die Immigranten Gehäusegrößen von 100 mm und sind damit fast dop-

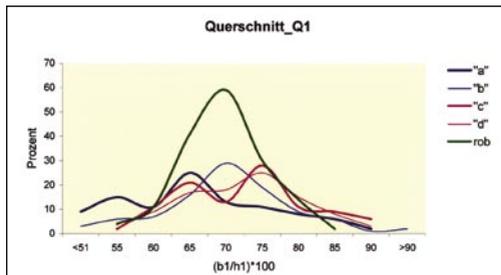


pelt so groß wie bislang angenommen (PHILIPPI 1901, URLICHS&MUNDLOS 1980). Die Durchschnittswerte des Enddurchmessers DE liegen bei 79 mm für „E“-Typen und 75 mm für die Individuen der „P“-Typen.

Auch die schematische Vorstellung vom evolutiven Größerwerden kehrt sich ins Gegenteil. So verringert sich die Gehäusegröße der „E“-Typen von Phase „a“ nach „b“ drastisch um 9% und verbleibt auf diesem Niveau bis ins Liegende der *philippii/robustus*-Zone. Bei den Individuen der „P“-Typen erfolgt die Größenreduktion dagegen kontinuierlich um 7% bis Phase „c“.

Die graphische Dokumentation der weiteren Gehäuseparameter erfolgt wegen der besseren Übersicht ausnahmsweise mit den Mittelwerten der Dimorphen „E“ und „P“ in vier Phasen und zur besseren Darstellung des evolutiven Trends zusätzlich mit den Mittelwerten der Dimorphen *philippii/robustus* (REIN 1988b). Beim Vergleich dieser Parameterwerte ist jedoch zu beachten, daß es sich um Individuen der oberen *philippii/robustus*-Zone handelt und deshalb der theoretische Zeitraum einer „robustus-Phase“ übersprungen wird.

3.2.1.2 Gehäusequerschnitt $Q1 = (b1/h1)*100$



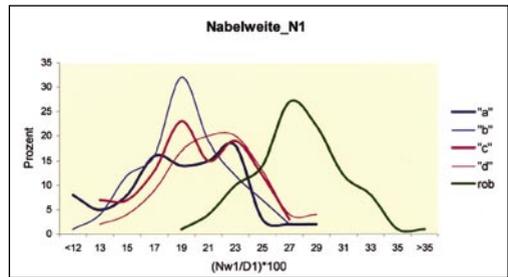
Verteilung der Mittelwerte: „a“ = $64 \pm 7,8$ – „b“ = $68 \pm 7,2$ – „c“ = 71 ± 7 – „d“ = $70 \pm 6,8$.

In allen vier Phasen ist die Merkmalsverteilung so breit gefächert, daß es zu einer Verteilung mit mehreren Spitzen kommt. Das zeigen auch die großen Standard-Abweichungen (7,8 - 6,8) vom jeweiligen Mittelwert. **Die breite Streuung über den gesamten Wertebereich ist ein Beleg für eine völlig heterogene Zusammensetzung aller Dimorphen beider Biozonen.**

Die erstmalige Normalverteilung der Ceratiten der *philippii/robustus*-Population offenbart jedoch, daß sich die Dimorphen dieser Chronospezies auf Populationsebene bereits mit stabilem Mittelwert bei immer noch

großer Variationsbreite ($68 \pm 4,5$) angepaßt haben.

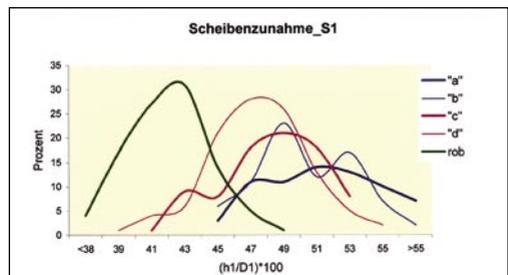
3.2.1.3 Nabelweite $N1 = (Nw1/D1)*100$



Verteilung der Mittelwerte: „a“ = $18 \pm 3,3$ – „b“ = $19 \pm 2,5$ – „c“ = $20 \pm 2,9$ – „d“ = $21 \pm 2,8$

Auch bei der Ausbildung der Nabelweite wird wiederum die heterogene Zusammensetzung der Dimorphen beider Biozonen offenkundig. Allerdings ist eine geradlinige Tendenz zur Vergrößerung der Nabelweite zu erkennen. In der Graphik werden zwei grundverschiedene Trends beim Bau der Innenspirale sichtbar. So zeigen die Verteilungen in den „Tonplatten-Phasen“ „a“ und „c“ jeweils zwei Spitzen, während innerhalb der „Schillkalk-Phasen“ „b“ und „d“ zwei Normalverteilungen bei gleichbleibender Variationsbreite erscheinen. Auffallend ist die Verschiebung der Normalverteilung bei den Dimorphen der Chronospezies *philippii/robustus* in Richtung einer deutlichen Vergrößerung der Nabelweite mit dem Mittelwert $27 \pm 2,6$.

3.2.1.4 Scheibenzunahme $S1 = (h1/D1)*100$



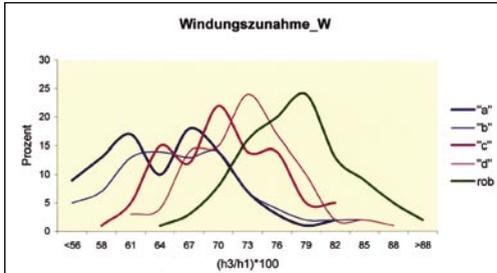
Verteilung der Mittelwerte: „a“ = $51 \pm 2,8$ – „b“ = $50 \pm 2,4$ – „c“ = $48 \pm 2,3$ – „d“ = $47 \pm 2,3$

Die Scheibenzunahme der flexuosen Dimorphen in den Phasen „a“ und „b“ ist mit Werten >50 ungewöhnlich und bleibt ein typisches Merkmal der Mehrzahl der Immigranten.

Bei den Dimorphen der Phasen „c“ und „d“ ist jedoch bereits ein Trend zu einer Normalverteilung, allerdings mit großer Variationsbreite, deutlich zu erkennen.

Wie bei der Nabelweite, ist der Gehäusebauplan von *philippii/robustus* auch mit dem Mittelwert der Scheibenzunahme ($42 \pm 2,1$) deutlich von den Individuen der *C. sequens/pulcher*-Biozone abgesetzt.

3.2.1.5 Windungszunahme $W = (h3/h1) \cdot 100$



Entwicklung der Mittelwerte: „a“ = $64 \pm 5,4$ – „b“ = $66 \pm 5,4$ – „c“ = $70 \pm 4,9$ – „d“ = $72 \pm 4,2$

Die Windungszunahme mit Werten <66 ist ein signifikantes Gehäusemerkmal der Mehrzahl der Immigranten. Die Tendenz zur Vergrößerung dieses Gehäuseparameters ist eindeutig.

Mit den Doppelspitzen in der Verteilung offenbaren die Dimorphen aller Phasen ihre heterogene Zusammensetzung. Selbst die breit angelegte Normalverteilung der Chronospezies aus der *philippii/robustus*-Zone ($77 \pm 4,7$) zeigt im Ansatz noch Gemeinsamkeiten mit den Dimorphen der Phase „d“.

In allen bisherigen Populationsanalysen (REIN 1988a/b, 1999, 2003 und 2006) hatten die Dimorphen Individuen bei den Gehäuseparametern ausnahmslos Mittelwerte in Normalverteilung. Es konnte als Beleg der Zugehörigkeit aller untersuchten Individuen der jeweiligen Population zu einer Spezies gedeutet werden.

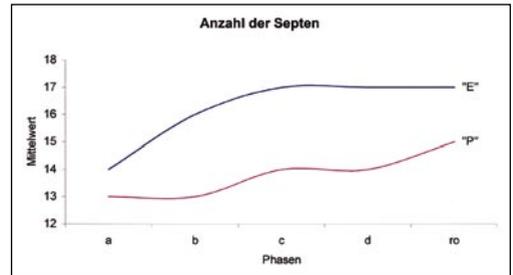
Das Fehlen der Normalverteilungen in den vier Phasen der zwei Biozonen beweist die heterogene Zusammensetzung der Immigrant-Populationen und ihre Anpassungsstrategien im neuen Lebensraum. Diese verschiedenartige Zusammensetzung könnte mit unterschiedlicher Artzugehörigkeit der Immigranten gedeutet werden. Das allmähliche Zusammenrücken der Mittelwerte der ursprünglich extrem gefächerten Merkmalsvariationen bis zur erstmals stabilen *robustus*-Population offenbart jedoch beispiellos einen evolutionsbiologischen Spezia-

tionsvorgang mit einem „genetischen Flaschenhals“, den Speziationsprozess der Biospezies *Ceratites nodosus*.

3.2.2 Ontogenie-Parameter

Anzahl der Septen, Drängungsindex und Wachstumsindex sind biologische Parameter. Sie ermöglichen Aussagen und Vergleiche zum Verlauf der Ontogenie und verwandeln damit den Ceratiten-Steinkern in ein Lebewesen.

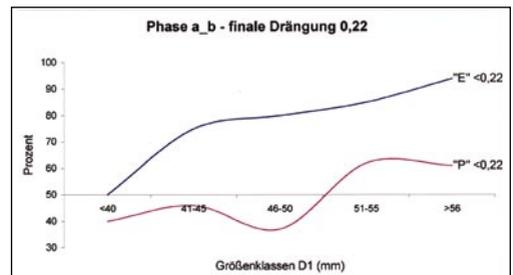
3.2.2.1 Septen auf 180°



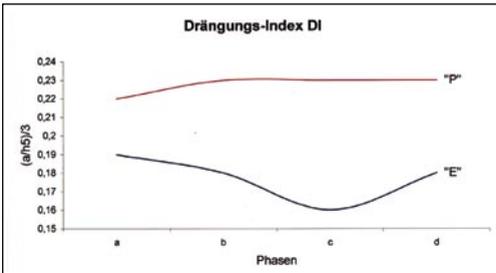
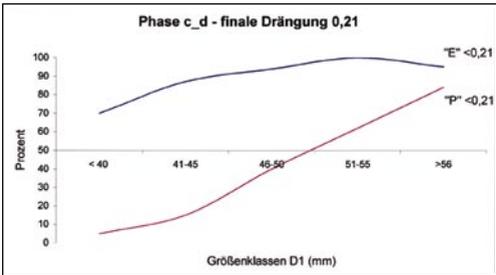
Mittelwerte - Anzahl der Septen „E“/„P“: **a** = 14/13; **b** = 16/13; **c** = 17/14; **d** = 17/14; **rob** = 17/15

Die Immigranten haben mit weniger als 15 auf dem letzten halben Umlauf eingebauten Septen den geringsten Mittelwert der Ceratiten aller Biozonen. Trotzdem unterscheidet sich das Verhalten der „E“ und „P“-Typen der Individuen der Phase „a“ schon erkennbar voneinander. Ab Phase „b“ wird die durchgängige Divergenz der Dimorphen beim Septenbau offensichtlich. Sie überdauert ab Phase „d“ konstant die gesamte Ceratiten-Phylogenese.

3.2.2.2 Drängungs-Index $DI = (a/h5)/3$

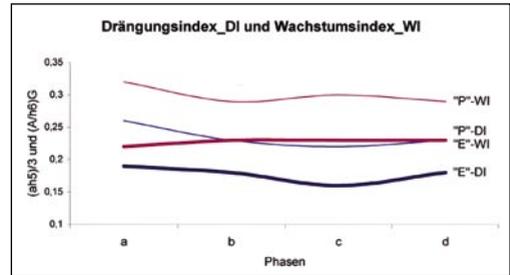


Wie bereits beim Septenbau angedeutet, wird das Dimorphismus-Verhalten mit dem unterschiedlichen On-



sequens) bereits bei einer Gehäusegröße D1 < 40 mm schon einen DI von 0,20, während die Individuen der „P“-Typen (Chronospezies *C. pulcher*) selbst einen DI 0,21 erst drei Größenklassen später erreichen. Allerdings steigt danach der prozentuale Anteil dieses Wertes mit den Größenklassen kontinuierlich an.

3.2.2.3 Wachstums-Index WI = (A/h6)/G



togenieverlauf bei der finalen Drängung eindrucksvoll demonstriert.

50% der flexuosen „E“-Typen der Phasen „a“, „b“ erreichen bereits bei einer Gehäusegröße D1 < 40 mm einen DI von 0,22. Der prozentuale Anteil dieses Wertes nimmt in den Größenklassen kontinuierlich zu.

Die Dimorphen der „P“-Typen unterscheiden sich im Drängungsverhalten grundsätzlich, denn einen DI von 0,22 erreichen 50% der Individuen erst bei einem D1 > 50 mm und verharren danach bei einem prozentualen Anteil von 60%.

Dieser markante Unterschied in der ontogenetischen Entwicklung der Dimorphen bleibt auch in den Phasen „c“, „d“ erhalten. Auffallend ist das Verhalten in Phase „c“. Hier haben 50% der „E“-Typen (Chronospezies *C.*

Beim Vergleich von **Drängungs-Index** und **Wachstums-Index** bewegen sich mit Ausnahme des divergierenden Verhaltens von „P“-DI zu „P“-WI in Phase „a“ die Differenzen zwischen DI und WI in den Phasen „a“, „b“ mit Werten von 0,06/0,07 („E“/“P“) und verringern sich in den Phasen „c“, „d“ auf 0,05/0,06. Die Individualentwicklung stabilisiert sich offensichtlich.

3.2.3 Merkmale der Immigranten

Die Merkmale der Immigranten sind eminent heterogen, gruppenspezifisch und quantitativ unterschiedlich aufgeteilt. Dazu gehören sowohl ceratitische als auch ammonitische Sutur, Fadenkiel und Ventral skulptur, Wohnkammerlängen > 180°, Windungszunahme < 60, Scheibenzunahme > 50 und unterschiedlichste Wk-Querschnittsformen.



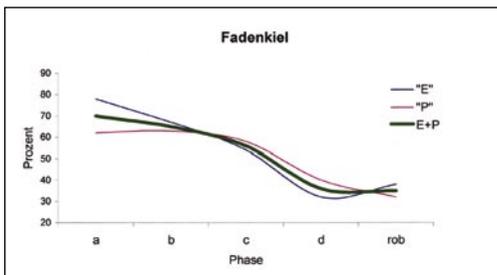
Abb. 12: Die heterogene Zusammensetzung der Immigranten-Populationen wird bereits bei der unterschiedlichen morphologischen Ausbildung der Ventralseite deutlich. Marginal mit Knoten, Knötchen, gerippt oder skulpturlos, kantig oder gerundet, sowohl breit als auch schmal, wulstig oder glatt, mit oder ohne Fadenkiel. Die Variabilität ist ad infinitum.



Abb. 13: Chronospezies *Ceratites flexuosus* „P“, Größe 79mm, Troistedt Phase „a“.

Nodose Sichelrippen = flexuosus Skulptur auf der Wohnkammer und ein dichotom skulpturierter Phragmokon sind die einzigen Gemeinsamkeiten der Immigranten.

3.2.3.1 Fadenkiel



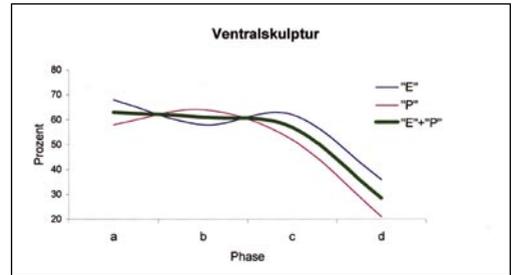
Mittelwerte in %: „a“ = 70 – „b“ = 65 – „c“ = 56 – „d“ = 36 – „rob“ = 35

Das Merkmal „Fadenkiel“ brachten ca. zwei Drittel der Immigranten mit in die neu entstandene Fortpflanzungsgemeinschaft. Ein Merkmalsanteil, der sich von anfangs 70% bis zur Phase „d“ mit 35% halbierte und danach bis in die *robustus*-Population konstant erhalten bleibt.

3.2.3.2 Ventrale Skulptur

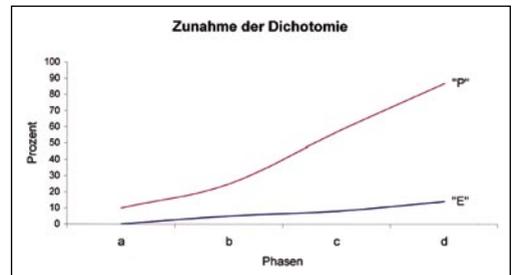
Mittelwerte in %: „a“ = 63 – „b“ = 61 – „c“ = 57 – „d“ = 28,5

Das Merkmal „externe Skulpturelemente“ brachten mit 63% ca. zwei Drittel der Immigranten mit in die neue Fortpflanzungsgemeinschaft. Es verringert sich bis zur



Phase „c“ nur geringfügig auf 57%. Auffällig ist der Rückgang um 50% in Phase „d“ auf einen Gesamtanteil von 28,5%. Dieser prozentuale Anteil bleibt im Genpool nachweislich bis zu den Ceratiten der *spinosus*-Zone erhalten (REIN 2004).

3.2.3.3 Zunahme der Dichotomie

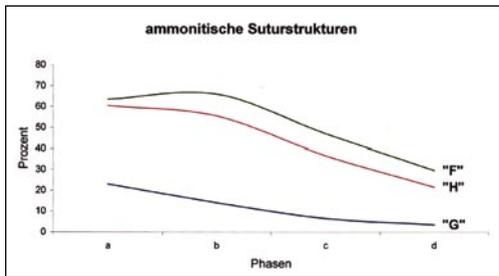


Mittelwerte „E“/„P“ in Prozent: „a“ = 0/10 – „b“ = 5/20 – „c“ = 8/49 – „d“ = 14/73

Die sichelrippige Wohnkammer der Immigranten ist nodos und der Phragmokon dichotom skulpturiert. Durch ständige Verkürzung der Wohnkammer ab Phase „b“ rückt die dichotome Phragmokon-Skulptur kontinuierlich immer weiter auf die Wohnkammer (vergl. Tafel 1) und erreicht in Phase „d“ einen Anteil von 87% der Individuen wobei sich die durchschnittliche Gehäusegröße um 6 - 8% („E“/„P“) verringert.

Bei diesem Vorgang wird ein frühontogenetisch angelegter divergenter Gehäusebauplan sichtbar. Er wurde erstmals bei den Ceratiten der *enodis/posseckeri*-Zone erkannt (REIN 1988a) und führte zur Unterscheidung der dimorphen Typen „E“ und „P“. Mit dem Nachweis der bereits in der „Anpassungsphase“ entstehenden Divergenz wird das stets gleichbleibende Dimorphismus-Verhalten während der gesamten evolutiven Entwicklung der Biospezies *Ceratites nodosus* (vgl. *semipartitus/meissnerianus*) beispielhaft statistisch belegt.

3.2.3.4 Ammonitische Suture



„G“ = ammonitische Lobenlinie; „H“ = aufsteigende Kerbung; „F“ = Einzelzacken

Mittelwerte „G“/„H“/„F“ in Prozent: „a“ = 23/36,5/3,5
 $\Sigma = 63,5$ - „b“ = 14/41,5/10,5 $\Sigma = 66$ - „c“ = 6,5/30/10,5
 $\Sigma = 47$ - „d“ = 3,5/18/8 $\Sigma = 29,5$

Das ungewöhnlichste, genetisch aber aussagekräftigste Merkmal der Immigranten ist die Ausbildung der ammonitischen Lobenlinie mit gekerbten Sätteln. Der prozentuale Anteil innerhalb der heterogenen Fortpflanzungsgemeinschaft verringert sich von 23% in Phase „a“ auf 3,5% in Phase „d“. Der überraschend schnelle Abbau dieser ammonitischen Suture deutet darauf hin, daß es sich um ein rezessives Merkmal handelt.

Der bemerkenswert große prozentuale Anteil an Suture-Bildungen mit aufsteigender Kerbung der Sattelhälse („H“ = 36,5/41,5/30/18) kann nur mit Rekombinationsvorgängen innerhalb der Immigrationpopulationen gedeutet werden.



Abb. 18: Die variable Ausbildung von ammonitischen Lobenlinien-Strukturen ist ein markantes Merkmal der Immigranten-Populationen. Ursprünglich als ammonitische Lobenlinie ausgebildet, wechselt sie abgeschwächt von einer Suture mit aufsteigender Kerbung bis zur Ausbildung von Sätteln mit Einzelzacken. Als genetisch-rezessive Bildungen bleiben sie abgeschwächt die gesamte *Ceratites*-Phylogenese im Genpool präsent.

Gleichfalls auf Rekombination zurückzuführen ist die Bildung von Einzelzacken bevorzugt auf den Ventral-sätteln.

Insgesamt reduziert sich der Anteil ammonitischer Lobenlinien-Strukturen von zwei Drittel der Individuen in Phase „a“ auf ein Drittel in Phase „d“.

Wie nachhaltig dieses Merkmal jedoch im Genpool der Biospezies erhalten bleibt, zeigen die 6% rezessiver ammonitischer Suture-Strukturen in der *spinusos*-Population (REIN 2004).

Wie die Analyse der *spinusos*-Population (REIN 2003) gezeigt hat, sind die Merkmale der Immigranten auch vier Biozonen später noch gemeinsamer Bestandteil des Genpools der Biospezies *Ceratites nodosus* in der Zeitform der Chronospezies *C. spinusos*.

So ist beispielsweise die Ausbildung mehrerer ursprünglicher Merkmale auf dem Steinkern eines *spinusos*-Individuums die Bestätigung dafür, daß die Dimorphen der heterogenen Immigranten-Gruppen untereinander sexuell fortpflanzungsfähig waren.

3.2.3.5 Weitere Merkmale und Besonderheiten

Alternierende Skulptur

37% Individuen der *spinusos*-Population (REIN 2003) bildeten auf dem sichtbaren Gehäuseabschnitt alternierende oder asymmetrische Skulpturfolgen aus. Bei den Individuen der *flexuosus*-Zone (Phase „a“ und „b“) sind es gleichfalls 36% und in der *pulcher*-Zone (Phase „c“ und „d“) 34%. Damit scheint sich der Anteil von einem Drittel der Individuen einer Population zu bestätigen.

Position des apikalen Weichkörpers

Da die starre kalzitische Kammerscheidewand vom apikalen Weichkörper geformt und in die Gehäuseröhre eingebaut wird, entspricht sie der Position des Weichkörpers im hinteren Teil der Wohnkammer. Bei den Morphen der Phasen „a“ bis „d“ besitzen 93-92% der Individuen eine aszendente Position des Weichkörpers, d.h. eine gegen den Nabel hin aufsteigende Lobenlinie. Lediglich 8-7% der Septen stehen senkrecht zum Nabel in der Gehäuseröhre.

Echte Epökie durch *Placunopsis ostracina*

Das Aufwachsen von sessilen Organismen wie Austern auf das *Ceratites*gehäuse wird mit Epökie bezeichnet. Erfolgt die Besiedlung zu Lebzeiten des Wirtes, handelt es sich um echte Epökie. Der Aufwuchs durch *Placunopsis ostracina* erfolgte bei Morphen der Phasen „a“

und „b“ auf 10% der Individuen und geht bei Morphen der Phasen „c“ und „d“ auf einen Anteil von 5% zurück.

Conellen

26% der Individuen der Phasen „a“ und „b“ verfügen über Conellen und conellenbildende Substanzen als Reste der einstigen Originalschale häufig gemeinsam mit Pyrit. In der *pulcher*-Zone haben nur noch 8% der Individuen Conellen, Pyrit fehlt. 40% der Steinkerne haben siltig-sandige Beläge.

3.3 Der Artbildungsprozess (Speziation) der Biospezies *Ceratites nodosus*

3.3.1 Fazies und Lebensraum

Voraussetzung für exakte Vergleiche stratigraphischer Profile miteinander ist der **Zeitbezug**. Im vorliegenden Korrelationsmodell dienen dazu der Horizont der oberen Hornsteinlage als mm/mo-Grenze, der Horizont mit dem Brachiopoden *Tetractinella trigonella*, der Horizont der Döllstedt-Bank und der Horizont der Marolterode-Bank. Die *Tetractinella*-Brachiopodenbank ist immer zeitgleich, der Zeitwert der beiden zuletzt aufgeführten Bank-Horizonte besteht in der synchronen Ceratitenführung an den jeweiligen Biozonengrenzen. Das ermöglicht die unterschiedliche farbliche Darstellung der Phasen „a“ bis „d“.

Mit Hilfe der zeitbezogenen Korrelierung kann parallel dazu auch die **fazielle Entwicklung** exakt verfolgt werden. Ceratitenhorizonte und stratigraphische Profile zeigen zwar gleiche Mächtigkeiten der Sedimentation jedoch unterschiedlichste fazielle Bildungen. Deutlich zu unterscheiden sind die „Tonplatten“, Schillbänke und der kompakte Trochitenkalk mit seiner unterschiedlichen Ausbildung und der trotzdem gleichbleibenden gesamten Schichtmächtigkeit von der *Tetractinella*-Bank bis zum Horizont der Marolterode-Bank.

Nicht mit dem Abstand eines Ceratiten zum Top des Trochitenkalkes, sondern mit seinem Abstand zu *Tetractinella* oder dem Horizont beim Biozonenwechsel wird seine stratigraphische Lage fixiert. Deshalb ist der Top des Trochitenkalkes kein Zeitbezug.

Die Zuordnung eines *C. sequens* (**pu** in Profil 6) aus dem oberen Marolterodebank-Horizont zu *C. atavus atavus* (s. URLICHS & VATH 1990) kann deshalb schon aus Zeitgründen nicht stimmen.

Der Profilvergleich zeigt die Wechselbeziehung zwischen Fazies und Lebensraum der Ceratiten. Als vagiles Benthos (Weichbodenbewohner) sind sie ausschließlich in der Tonplattenfazies zu suchen (häufig dargestellte schwimmende Ceratiten zwischen Seelilien sind unrealistische Phantasiegebilde).

Die älteste Morphe im Verbreitungsgebiet der Phase „a“ dürfte ein von MÜLLER (1950) zitierter Fund in Waltershausen unweit von Ernstroda (3. Profil = **fl) sein. Das kleinflächige Immigrant-Areal zwischen der hessisch/bayerisch/thüringischen Landesgrenze und Weimar (s. Legende) deutet an, daß es im Übergangsbereich „a“ spezifische Anforderungen an den Lebensraum waren, die ihnen zusagten.

3.3.2 Migrationszeiten und Migrationswege

Die Fossilführung der Profile in den verschiedenen getönten Phasenbereichen gibt an, wo und ab wann Ceratitenfunde außerhalb des Immigrant-Areals „a“ (s. Legende) gemacht wurden. Anhand dieser stratigraphischen Zuordnung kann das Migrationsverhalten ab Phase „b“ rekonstruiert werden.

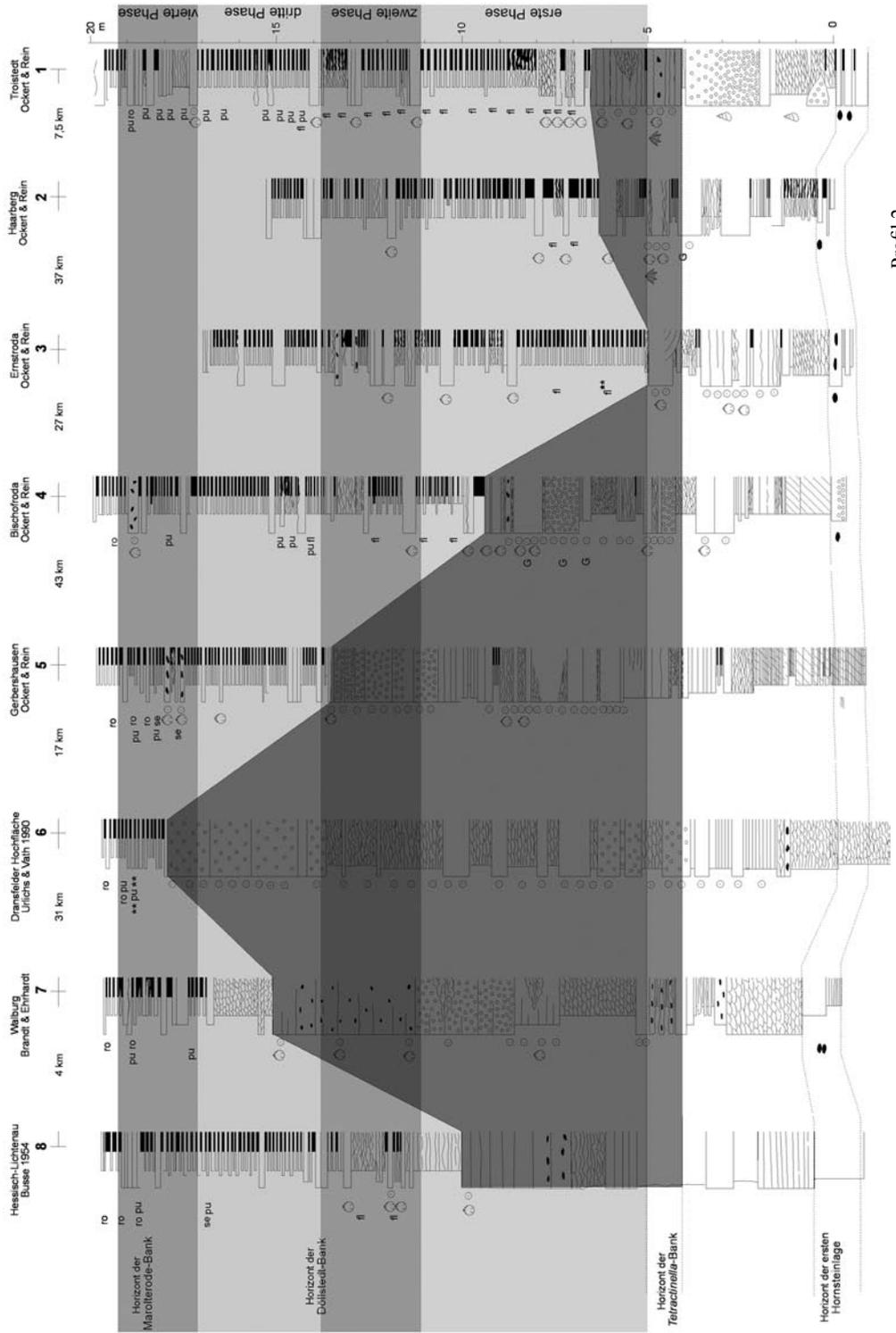
So entsprechen die beiden Fundhorizonte in Hessisch-Lichtenau (BUSSE 1954) zeitlich denen von Neckarems (URLICHS & MUNDLOS 1980) und Unterohrn (BARTHOLOMÄ 1984). Offenbar verschlechterten sich die Lebensbedingungen in Phase „c“ wieder, denn aus diesem Zeitabschnitt sind bislang kaum Nachweise bekannt. Die Situation änderte sich in Phase „d“ schlagartig. Im Horizont der Marolterode-Bank beginnt die Expansion der Populationen der Phase „d“. Besonders die Migrationswege nach NW in Richtung Rheinische Masse können lückenlos mit Funden der Dimorphen Typen der Chronospezies *C. pulcher* und *C. sequens* belegt werden.

3.3.3 Etappen der Artentstehung

Phase „a“ – „Tonplatten“-Fazies im Hangenden der *Tetractinella*-Bank

Immigrationszeitraum mit räumlicher Beschränkung auf das kleine Areal in Thüringen (s. Legende Profil 1).

Bei der Integration verschiedenartiger phänotypischer Immigrant-Morphen kommt es zur größten genetischen Vielfalt in der Ceratitenentwicklung. Sowohl die Gehäuse- als auch die Ontogenieparameter vermitteln ein Bild von der heterogenen morphologisch/physiologischen Zusammensetzung der Einwandererpopulationen.



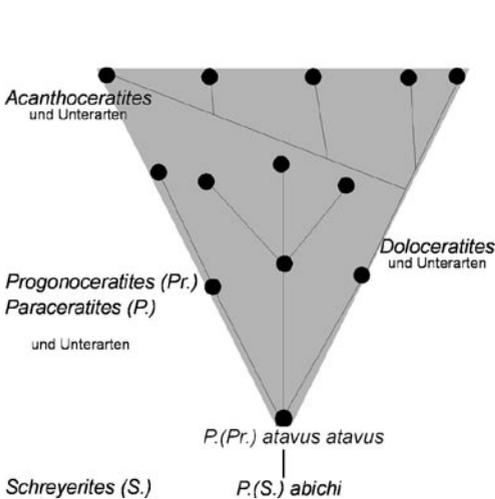
Profil 2

nen. Der Nachweis, ob diese gemischten Individuen-
gruppen miteinander sexuell fortpflanzungsfähig oder
sexuell reproduktiv isoliert waren, ist mit diesen Para-
meterwerten noch nicht zu erbringen.

**Phase „b“ – Schillkalksequenzen im Horizont der
Döllstedt-Bank**

Beginn der Veränderung des ursprünglichen phänotypi-
schen Immigranten-Gehäusebauplanes, erste sporadi-
sche Migrationsversuche aus dem Thüringer Areal.
Die statistisch erfaßten morphologisch/physiologischen
Veränderungen in der Zeit zwischen Phase „a“ und „b“
lassen erste Schlußfolgerungen zu. Die fehlenden Nor-
malverteilungen der Gehäuseparameter bestätigen, daß
es noch keinen einheitlichen Gehäusebauplan gibt. Da-
gegen belegen sowohl die Ontogenie- als auch die spe-
zifischen Immigrantenmerkmale eindeutig, daß die ver-
schiedenartigen Individuengruppen miteinander sexuell
fortpflanzungsfähig waren. Damit bilden die heterogenen
Immigranten-Individuen eine eigene von ihrer Stammart
in der Tethys? isolierte Fortpflanzungsgemeinschaft.

**Der Speziationsprozess der neuen Biospezies *Cera-
tites nodosus* ist eingeleitet und ihre erste Chronos-
pezies *Ceratites flexuosus* steht als Zeitform für alle
heterogenen Individuen der Phasen „a“ und „b“ in
der *flexuosus*-Zone.**



Phase „c“ – „Tonplatten“-Fazies

Zwei genetisch basierte Aspekte dominieren die evolu-
tiven Veränderungen in Phase „c“.

Die Zunahme des Dichotomieanteils auf >50% und die
Verringerung der Gehäusegröße haben eine deutliche
Veränderung des phänotypischen Erscheinungsbildes
zur Folge.

Noch bedeutender sind jedoch die Modifikationen der
ontogenetischen Parameter und der Immigrantenmerk-
male bei den Dimorphen. Beide Aspekte sind getrennt
oder auch gemeinsam als physiologische Reaktionen
auf faziell-ökologische Veränderungen zu deuten. Bes-
onders deutlich ausgeprägt erscheint diese Anpassung
bei der zeitlichen Steuerung der Geschlechtsreife der
Dimorphen (Abb. 10).

**Phase „d“ – Schillkalksequenzen im Horizont der Ma-
rolterode-Bank**

Im Horizont der Marolterode-Bank beginnt die erfolg-
reiche Expansion der Ceratiten in neue Lebensräume.
Obwohl die phänotypische Variationsbreite der Dimorphen
noch sehr groß ist, hat die Maximierung der Di-
chotomieanteile auf der Wohnkammer bereits eine ge-
wisse Stabilisierung der Gehäuseparameter zur Folge.

**Die dimorphen Chronospezies *C. pulcher* („P“) und
C. sequens („E“) sind willkürliche Begriffe für die**

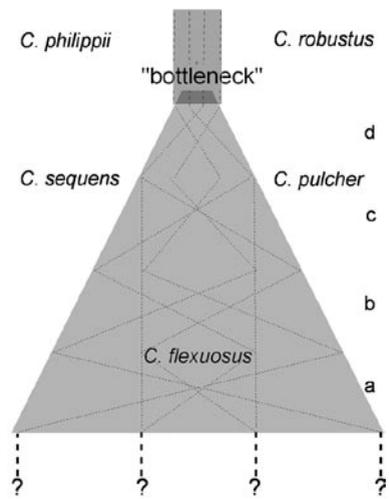


Abb. 19: Die Darstellung links zeigt das Schema der Ceratiten-Phylogenese nach URLICHS & MUNDLOS 1980. Aus einer Stammart entwickeln sich im gleichen Lebensraum ohne reproduktive Isolation nebeneinander verschiedene Gattungen, Untergattungen, Arten und Unterarten. Im rechten Schema wird die evolutive Entwicklung vom Zeitpunkt der Immigration heterogener Populationen nach erfolgter reproduktiver Isolation mit dem diffizilen genetischen Integrations-Prozeß dargestellt. Dieser Speziationsvorgang der Biospezies *Ceratites nodosus* konsolidiert sich am genetischen Flaschenhals („bottleneck“). Die Mittelwerte der Spezies-Merkmale ordnen sich zentral zu Normalverteilungen.

Zeitformen der immer noch heterogenen Individuen der Phasen „c“ und „d“ in der sequens/pulcher-Zone.

An der Biozonengrenze haben sowohl die ontogenetischen Parameter als auch die rezessiven Immigranten-Merkmale das Niveau der Individuen der *philippii/robustus*-Zone und damit den **genetischen Flaschenhals** („bottleneck“) erreicht.

Mit der Bildung eines beständigen Genpools ist der Speziationsprozess der Biospezies *Ceratites nodosus* abgeschlossen. Die Dimorphen *Ceratites robustus* und *Ceratites philippii* sind die ersten Ceratiten-Chronospezies mit einer für die Normalverteilung der Gehäuseparameter bedingt optimierten Variationsbreite.

3.3.4 *Ceratites atavus* Problematik

Der Name *Ceratites atavus* wurde von PHILIPPI (1901) für zwei kleine Morphen geprägt, zu denen er keine exakten stratigraphischen Angaben besaß. Nur aufgrund der geringen Gehäusegröße und wegen gewisser Ähnlichkeiten mit den alpinen Formen der „*Binodosus*-Gruppe“ sah er in ihnen die Stammform der germanischen Ceratiten.

Die Vorstellung vom kleinen dichotom skulpturierten *Ceratites atavus* steht seitdem allgemein für die älteste und damit Immigrationsform der germanischen Ceratiten im neu entstandenen Oberen Muschelkalkmeer.

Auch URLICHS & MUNDLOS (1980) beschreiben kleine dichotome Formen der zweiten Phase als *Paraceratites (Progonoceratites) atavus atavus* (W = 64; S1 = 52 / W = 69; S1 = 53) aus denen sich in einem verzweigten Stammstrauch verschiedene Untergattungen und Unterarten entwickeln (Abb. 19). Als Stammart der germanischen Ceratiten deuten sie die alpine Spezies *Paraceratites* (neu *Schreyerites*) *abichi*.

Wie die Troistedter Funde zeigen, handelt es sich bei Philippis Belegstücken um Phänotypen der vierten Phase und damit um „E“-Morphen der oberen *pulcher*-Zone (s. Tafel 1). Die Chronospezies-Bezeichnung *Ceratites atavus* von PHILIPPI (1901) entspricht somit der des *C. pulcher* bzw. *C. sequens* von RIEDEL (1918). Mit ihrer geringen Größe (<60 mm), signifikanten Gehäuseparametern (W; S1) und dichotomer Skulpturierung sind sie keine den Immigrantens entsprechenden Morphen.

Die von URLICHS & MUNDLOS (1980) als „*atavus*“ bezeichneten Formen gehören als Morphen der zweiten Phase (W; S1) zur Chronospezies *flexuosus*. Leider bekam der Autor nicht die Gelegenheit, die Population der

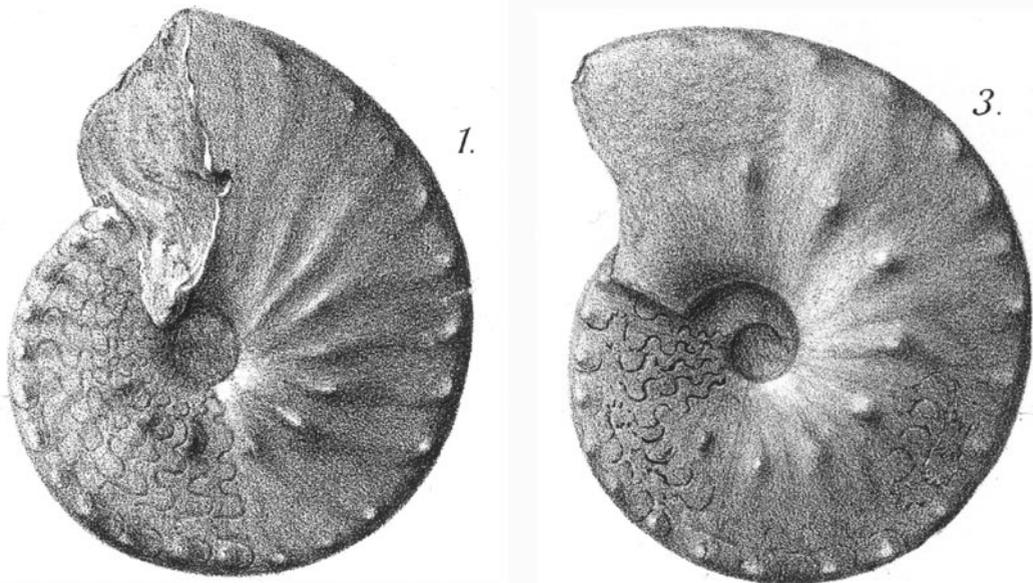
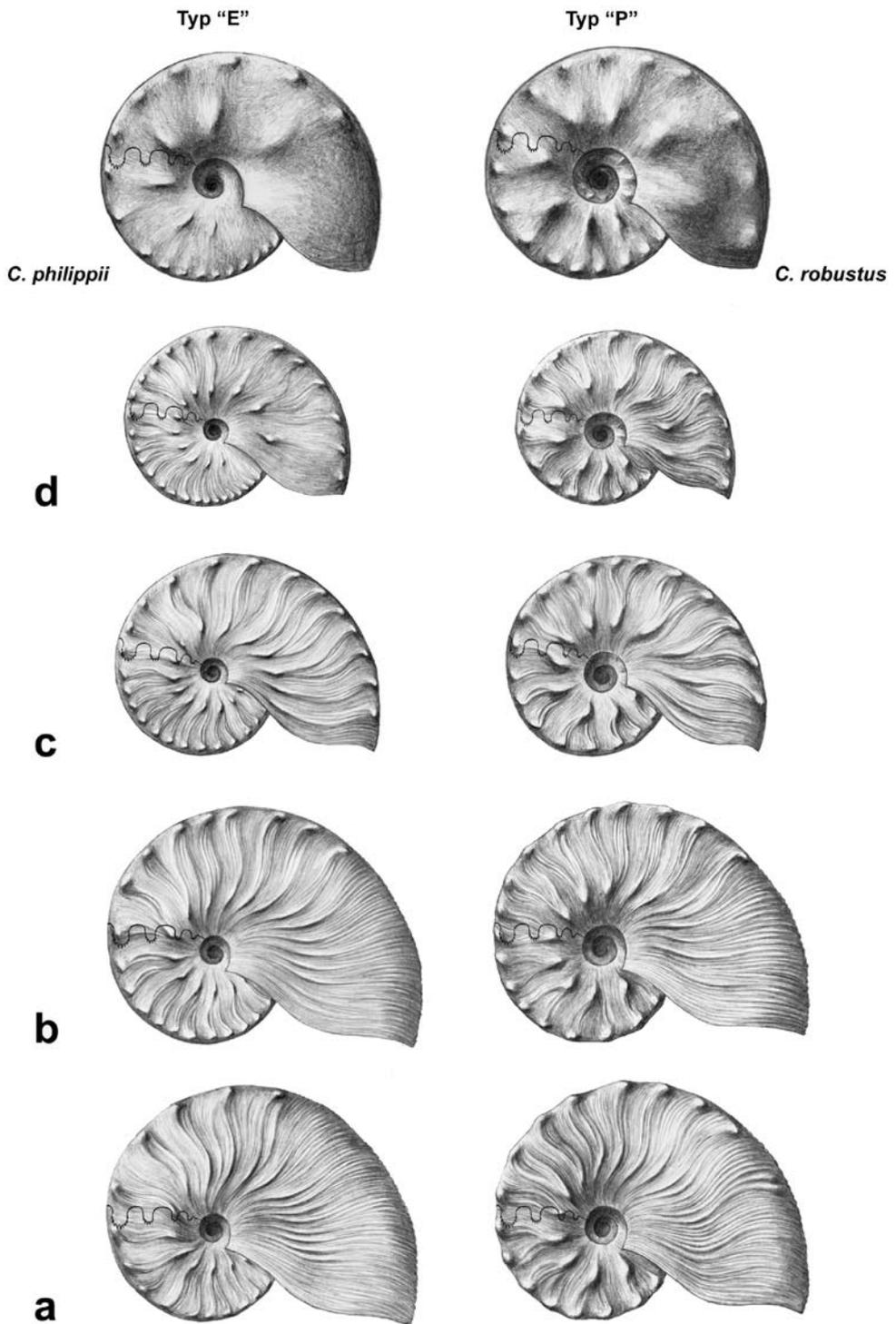


Abb. 20: Originale von PHILIPPI 1901 zu *Ceratites atavus* mit den wichtigsten Gehäuseparametern (links W = 74; S1 = 37; DE = 54 mm und rechts W = 73; S1 = 37; DE = 55).



Tafel 1: Entwicklung der Gehäusemorphologie der Dimorphen Chronospezies in Phasen von *C. flexuosus* bis *C. philippii/robustus*. Zeichnung: Sebastian Brandt.

flexuosen Morphen von Neckarems mit zu bearbeiten. Deshalb erfolgt nur ein kritischer Bezug auf die Textfassung der Revision.

Beim Vergleich mit den Ergebnissen der vorliegenden Analyse wird deutlich, daß alle von URLICHS & MUNDLOS (1980) gemachten Aussagen zu den Morphen der *flexuosus*-Zone weder mit den statistischen Fakten, noch den morphologisch / biologischen Befunden, der Stammartsuche oder dem Speziationsvorgang übereinstimmen.

Die Verwendung des Chronospezies-Begriffs *Ceratites atavus* in der *flexuosus*-Zone ist unberechtigt. Diese von PHILIPPI (1901) beschriebene Spezies entspricht dem Chronospezies-Begriff *C. sequens* RIEDEL (1918) und ist damit eine Dimorphen der *pulcher*-Zone. Da damit jedoch die Bezeichnung der „*sequens/pulcher*“-Biozone in Frage gestellt würde, sollte der Name „*atavus*“ zukünftig nicht mehr verwendet werden.

4. Die Morphen der *meissnerianus/semipartitus*-Zone

4.1 Stratigraphie

Der Ausbau der Infrastruktur im Zuge des „Verkehrprojektes Deutsche Einheit“ ermöglichte mit seinen temporären Großbaustellen an der A 38 (Heidkopftunnel), der A 44 (Walburg) und entlang der A 71 (zwischen Münnerrstadt und Schweinfurt) die umfassende Sicherung geologischer und paläontologischer Details im Oberen Muschelkalk. Dazu zählten feinstratigraphische Profilaufnahmen als Voraussetzung für ein horizontiertes Zuordnen von fossilem Belegmaterial.

Die Korrelation der Profilaufnahmen mit der *meissnerianus/semipartitus*-Zone zeigt in mehrfacher Hinsicht die Unterschiede zur Profifolge der unteren Ceratitenschichten (vgl. Profil 2). Bemerkenswert ist die zunehmende Schichtmächtigkeit des mo von NO nach SW mit dem zeitlich versetzten Vorrücken der Keuperfazies. Sie macht den nach Norden stufenweise immer enger werdenden Lebensraum für die jüngsten Ceratiten graphisch sichtbar und ihre letzten morphologisch/physiologischen Anpassungsversuche an den faziellen Wechsel nachvollziehbar.

Profilaufnahmen im nördlichen Grenzbereich und dem Raum bei Schweinfurt ermöglichen die Rekonstruktion der Rückzugstrategie der jüngsten Ceratiten. Die

„Flucht“ erfolgt in drei Etappen. Nach dem Zurückweichen der letzten *C. dorsoplanus/alticella* von Norden (u. a. Bremerberg) und Osten (Thüringen und NO-Bayern) in das schmale Restareal verlagerte sich der Lebensraum von Reiffenhausen/Walburg (1 und 2) nach Süden zuerst bis Münnerrstadt (3) und danach in den Raum um Bad Kissingen (4 und 5). Die folgenden Stationen über Berlichingen bis nach NO-Frankreich sollten noch untersucht werden.

Häufige, bislang als „Zusammenschwemmung“ leerer Gehäuse beschriebene Ceratitenpflaster könnten durchaus als Hinweis auf Massensterbe-Ereignisse gedeutet werden.

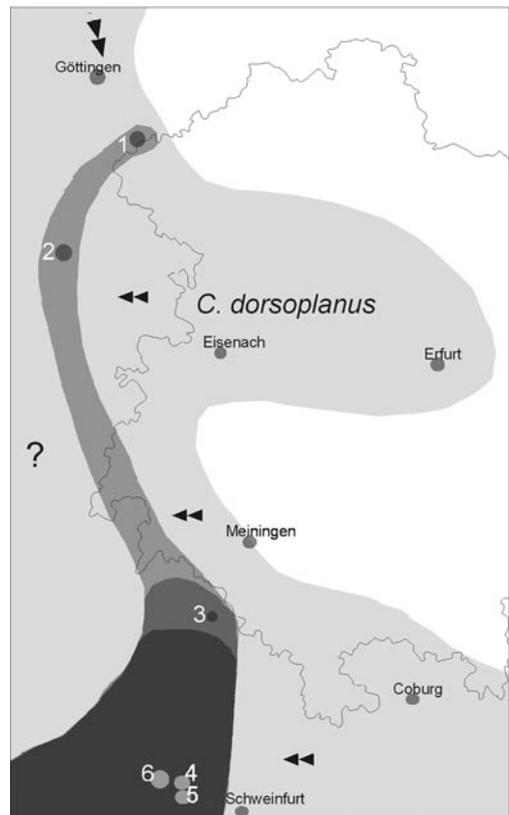


Abb. 21: Graphische Darstellung des Rückzugweges von *C. semipartitus/meissnerianus*.
 Zeichenerklärungen: sm = *C. semipartitus/meissnerianus*, dp = *C. dorsoplanus*, lv = *C. levallioisi*, we = *C. weyeri*, no = *C. nodosus*

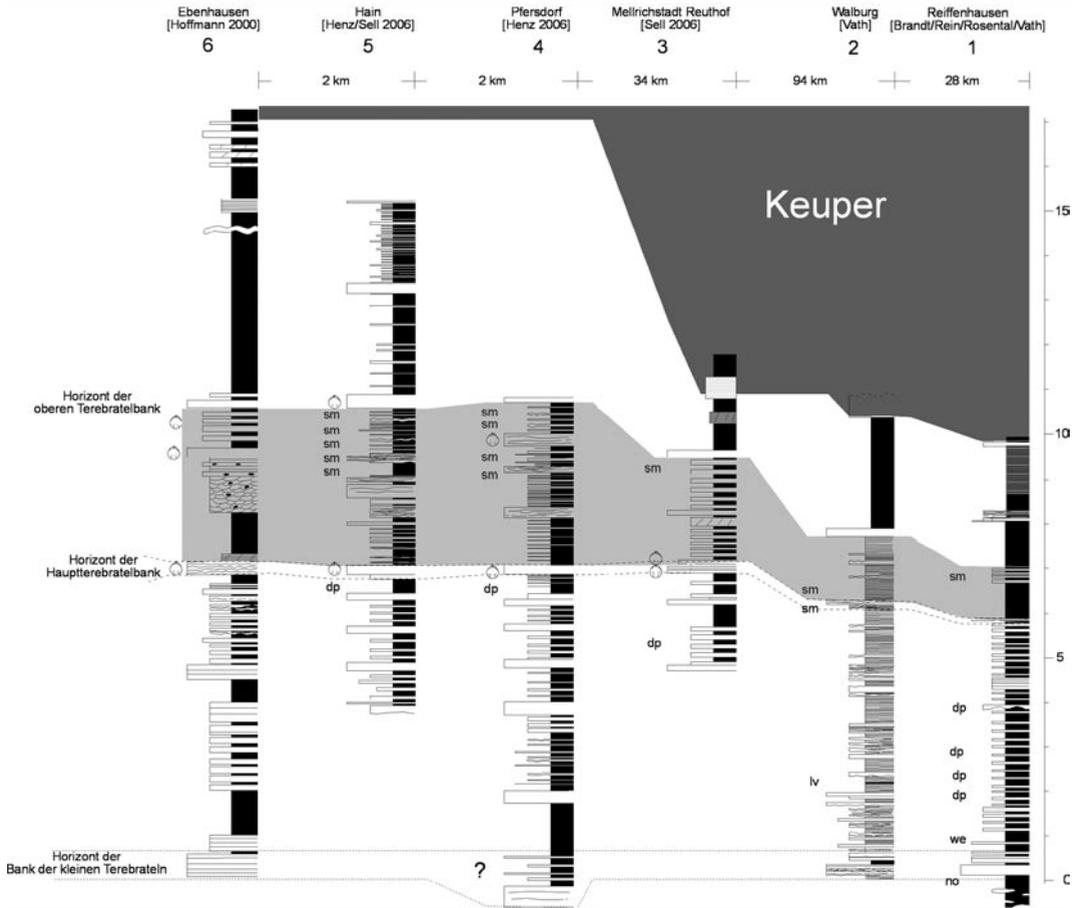


Abb. 22: „Ceratitenpflaster“ aus *C. semipartitus/meissnerianus* von Gänheim, Größe 165 x 65 cm. Slg. Roman Kernwein.

4.2 Material

Zur Bearbeitung standen 277 Ceratiten der *semipartitus/meissnerianus*-Zone zur Verfügung. Davon entfallen auf den

Nordabschnitt 18 Belegstücke (Reiffenhausen und Walburg) horizontalisiert nach der Profilaufnahme (BRANDT, REIN, ROSENTHAL, VATH) gesammeltes Material durch Brandt, Osburg, Rosenthal und Vath.

Südabschnitt 250 Belegstücke (Dächheim, Essleben, Gänheim, Hain, Hollstadt, Pfersdorf und Würzburg). 203 Ceratiten von der A 71 Trasse können aufgrund der



Abb. 23: Juvenile *Ceratites meissnerianus* „P“, D2 = 81mm und *Ceratites semipartitus* „E“, D2 = 76mm. Slg. Hubert Klein.

Aufzeichnungen von H. Klein (Wipfeld) stratigraphisch exakt den Profilen von HENZ & SELL 2006 zugeordnet werden.

Als Vergleichsmaterial dienten 2 Belege aus dem französischen Bettborn und 7 aus dem württembergischen Berlichingen.

Beim Chemismus der Verfüllungsmechanismen zeigt sich ein deutlicher Unterschied zwischen den Formen zwischen Nord und Süd. So sind in Reiffenhausen/Walburg 78% und im Schweinfurter Raum lediglich 27% der Gehäuse bis zu einem Durchmesser D1 der Wohnkammer verfüllt.

4.2.1 *Ceratites semipartitus* („E“) und *Ceratites meissnerianus* („P“)

Wenn im Verlauf der Ceratiten-Phylogenese die Individualentwicklung im ersten bzw. zweiten Ontogeniestadium (lateral skulpturlos bzw. dichotome Skulptur) verhartet, werden die Dimorphismus-Merkmale „E“ und „P“ besonders deutlich sichtbar. Beim graduellen Formenwechsel an der *philippii/robustus-compressus*-Zonengrenze verschwinden sie allmählich beim Überwachsen durch die mit flachen Faltenrippen nodos werdende Wohnkammer (REIN 2006).

Vergleichbare Bedingungen bestehen bei den Dimorphen der *semipartitus/meissnerianus*-Zone.

So kann das Gehäuse der Dimorphe „E“ - *Ceratites semipartitus* - bis auf feingliedrige Sichelstreifung ent-

weder völlig skulpturlos bleiben, oder der Phragmokon hat flexuose Sichelstrukturen und auf der Wohnkammer erscheinen lateral compressusartige Faltenrippen, ohne die Marginalkante zu erreichen. Die Externseite des Gehäuses bleibt durchgehend schmal (Abb. 23 und Tafel 6).

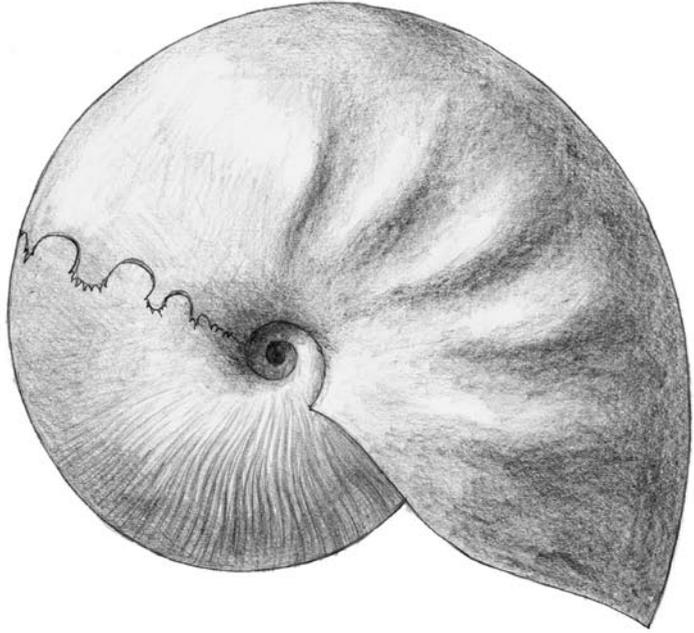
Bei der Dimorphe „P“ - *Ceratites meissnerianus* - kann die Dichotomskulptur des zweiten Ontogeniestadiums als *robustus*-Skulptur bis zu einem Durchmesser von 25 cm gestreckt werden und danach in compressusartige Faltenrippen übergehen. Selbst frühontogenetische trichotome Skulpturierung mit flexuosen Sichelrippen ist nicht selten bis zu einer Gehäusegröße von 15cm erhalten (Tafel 6). Die Externseite ist stets breiter als beim „E“-Typ und marginal kantig abgesetzt. Die häufig auch alternierend stehenden Marginalknoten können über einen Quersteg miteinander verbunden sein.

Auf diese Weise entstehen häufig ventral fastigate Bildungen. Sie entsprechen rezessiv evident den Ventralrippeln der Immigranten-Merkmale ebenso, wie die bei 21% der Individuen gebildeten sichelförmigen Skulpturelemente (Tafel 6).

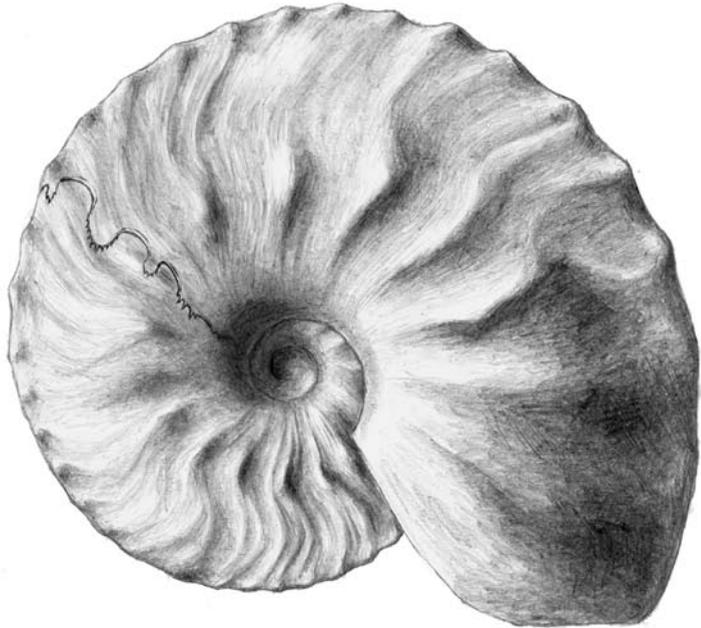
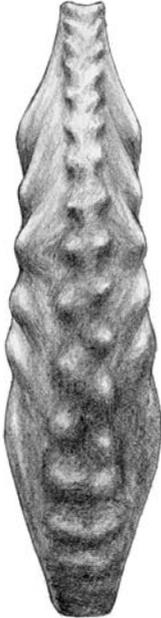
4.2.1.1 Gehäuseparameter

Weil von 70% der zur Verfügung stehenden Belegstücke nur der Phragmokon vermessen werden konnte, beziehen sich ausnahmsweise die Gehäuseparameterwerte auf den Phragmokon.

Typ "E"



Typ "P"

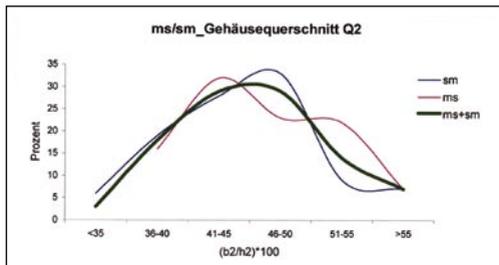


Tafel 6: Vergleich des Gehäusebauplanes adulter Individuen mit Details rezessiver Merkmale der Immigranten. Sichelrippen, ventrale skulpturale Bildungen und alternierende laterale Skulptur sind nicht selten, jedoch nur auf gut erhaltenen Steinkernen überliefert. *Ceratites semipartitus* „E“, DE = 23cm und *Ceratites meissnerianus* „P“, DE = 17,4cm aus Reiffenhausen. Slg. Alexander Rosenthal. Zeichnung: Sebastian Brandt.

4. 2.1.2 Gehäusegrößen

Die Mittelwerte von D1 sind 295mm, die von „E“ = 309mm und „P“ = 278mm. Mit einem Spiralfaktor = 1,99 berechnete Endgrößen können bis 430 mm betragen (>400mm = 13x), wobei die Chronospezies *semipartitus* „E“ die maximalen Werte erreicht. Das entspricht einer durchschnittlichen Steigerung der Gehäusegrößen von den Immigranten bis zum Aussterben auf 400%.

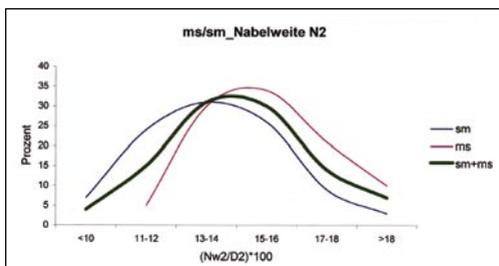
4. 2.1.3 Gehäusequerschnitt Q2 = (b2/h2)*100



Mittelwerte mit Standardabweichung „E“/“P“ = 45 ± 6 und 46 ± 8

Normalverteilung mit kaum unterschiedlichen Tendenzen der Dimorphen und geringer Variationsbreite. Das Verhalten der Dimorphen bestätigt den konstant phylogenetischen Trend wonach „P“ immer durchschnittlich größere Werte als „E“ aufweist. Mit Parametern kleiner 50 haben *semipartitus/meissnerianus* jedoch die geringsten Querschnittswerte überhaupt.

4.2.1.4 Nabelweite N2 = (Nw2/D2)*100



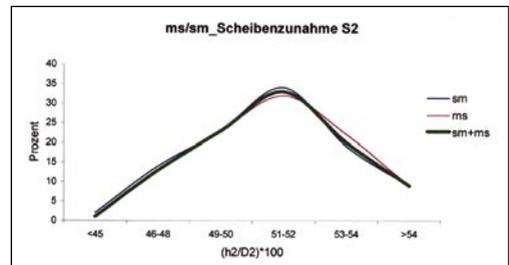
Mittelwerte mit Standardabweichung „E“/“P“ = $14 \pm 2,1$ und $16 \pm 3,1$

Die Normalverteilung zeigt geringe unterschiedliche Tendenzen der Dimorphen, bei kleiner Variationsbreite. Auch bei der Nabelweite bestätigt sich wiederum ein

konstanter phylogenetischer Trend wonach „P“ immer durchschnittlich größere Werte als „E“ aufweist.

Mit Parametern kleiner 20 haben *semipartitus/meissnerianus* wieder gleiche Werte wie die Immigranten

4.2.1.5 Scheibenzunahme

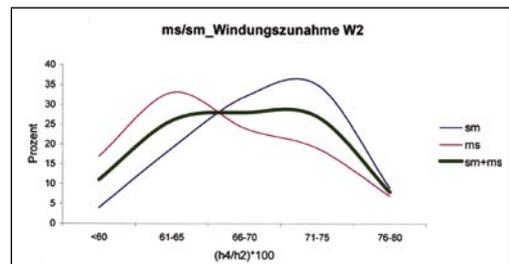


Mittelwerte mit Standardabweichung „E“/“P“ = $51 \pm 2,5$ und $51 \pm 2,9$

Normalverteilung mit identischen Trends der Dimorphen, aber sehr großer Variationsbreite.

Mit ausgeglichenen Werten >50 nur mit den Immigranten vergleichbar.

4. 2.1.6 Windungszunahme



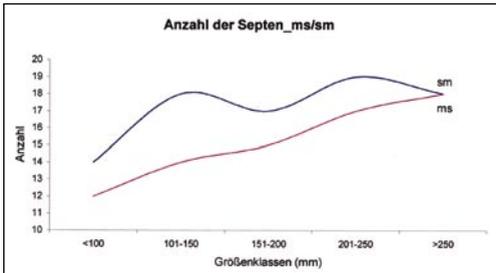
Mittelwerte mit Standardabweichung „E“/“P“ = 70 ± 5 und 67 ± 6

Verteilung mit zwei deutlich versetzten Spitzen, sehr großer Variationsbreite und Werten <65 ist faktisch identisch mit den Parametern in Immigrationsphase „b“ (vgl. Abb. 6).

4.2.2 Ontogenie-Parameter

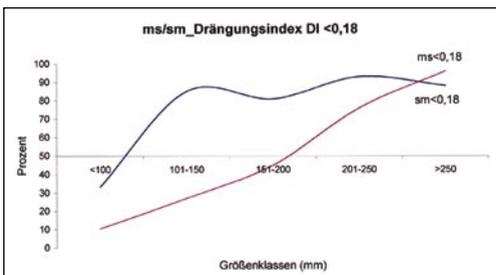
4.2.2.1 Septen auf 180°

Die Anzahl der Septen Mittelwerte von 17 („E“ = 18/„P“ = 16) unterscheidet sich deutlich vom phylogenetischen Trend. Nur die Individuen der *enodis/posseckeri*-Zone



(= Progenese-Phase im Liegenden der *cycloides*-Bank) bauen noch mehr Septen (Mittelwert 18; „E“ = 19/“P“ = 16). Die Vergrößerung der Anzahl der Septen ist eine physiologische Reaktion auf ökologische Veränderungen (Fazieswechsel). Die durchschnittliche Differenz von zwei Septen zwischen den Dimorphen „E“ und „P“ liegt jedoch konstant im phylogenetischen Trend.

4.2.2.2 Drängungs-Index



Auch das Verhalten der Dimorphen beim Erreichen der Geschlechtsreife entspricht mit zwei Größenklassen Unterschied dem generellen phylogenetischen Trend. Mehr als 50% der „E“-Morphen (sm = *semipartitus*) erreichen bereits bei Größen <100mm den ungewöhnlich kleinen Drängungs-Index 0,18, einen Wert, der ab einer Gehäusegröße von 100mm bereits bei mehr als 80% der Individuen konstant bleibt.

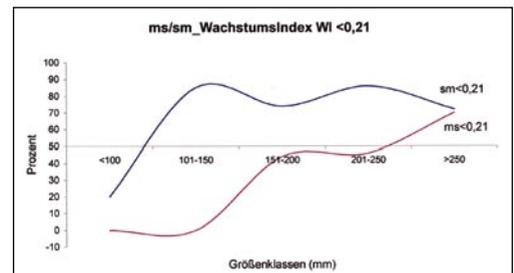
Dagegen erreichen mehr als die Hälfte der „P“-Morphen (ms = *meissnerianus*) diesen Drängungs-Index erst bei einem Gehäuse-Durchmesser D2 >150mm, dafür nimmt er jedoch kontinuierlich ab.

Unterschiedliches Wachstumstempo und zeitlich ungleiches Einsetzen der Geschlechtsreife charakterisiert die durchgehend gleichbleibende Strategie der Individualentwicklung der Dimorphen vom Integrationsprozess bis zum Aussterben.

Dieses Verhalten kommt besonders deutlich in ökologisch verursachten Krisenzeiten - den Progenese-Phasen - zur Ausprägung.

Leider ist beim Drängungs-Index ein direkter Vergleich mit den Ergebnissen der Dimorphen aus der *enodis/posseckeri*-Zone nicht möglich, da zur Zeit als die Bearbeitung dieser Ceratiten erfolgte (REIN 1988a), der DI noch mit den letzten 6 Septen (neu 3 Septen) errechnet wurde. Die Werte dürften jedoch auf dem Niveau der *semipartitus/meissnerianus*-Zone liegen und damit in beiden Biozonen die niedrigsten in der evolutionären Entwicklung der Biospezies *Ceratites nodosus* sein.

3.3.3.3 Wachstums-Index WI = 0,21



Der WI ist mit einem Wert von 0,21 sehr klein. Das WI -Verhalten der Individuen ähnelt dem DI- Verhalten. Bereits bei einer Gehäusegröße D2 größer 150mm erreichen 50% der „P“-Morphen annähernd das Normalniveau. Die Werte zeigen, daß sich die juvenilen Dimorphen beim Wachstum deutlich bis zum Erreichen der Geschlechtsreife unterscheiden. Niedrige Index-Werte sind jedoch auch ein Indiz für ein schnelles Erreichen und langes Erhalten der Geschlechtsreife

4.2.3 Weitere Merkmale und Besonderheiten

Position des apikalen Weichkörpers

Am Ende der phylogenetischen Entwicklung der Biospezies haben lediglich 17% der Individuen senkrecht zum Nabel stehende Septen. Bei 83% der Dimorphen sind die Kammerscheidewände deszendend, d.h. zum Nabel hin absteigend eingebaut. Während der Phylognese der Biospezies *Ceratites nodosus* verschob sich die Haftung des apikalen Weichkörpers von einer anfangs aszendente Position in der *flexuosus*-Zone (=93%) in eine deszendente Stellung in der *se-*

mipartitus/meissnerianus-Zone. Die gerichtete Verlagerung des Ansatzwinkels läßt sich nur biomechanisch mit verändert ansetzenden Kräften erklären.

Echte Epökie durch *Placunopsis*-Bewuchs

Mit einem Anteil von 64% erreicht die Besiedlung der Ceratitengehäuse durch *Placunopsis ostracina* das Maximum in der Ceratiten-Phylogenese. Die Ursache dafür könnte im Fehlen geeigneter Haftflächen für die Veliger-Larven zu suchen sein.

Progeneseverhalten

Die Dimorphen der *semipartitus/meissnerianus*-Zone sind wie die Ceratiten der *enodis/posseckeri*-Zone Formen im ersten und zweiten Ontogeniestadium (vgl. REIN 2001). Beide Zeitformen folgen jedes Mal auf zuvor kräftig einfachrippig skulptierte Morphen des dritten Ontogeniestadiums, die Chronospezies *C. nodosus* bzw. *C. spinosus*.

Als Ursache für diese rückläufige Umstellung der Individualentwicklung kann stets eine offensichtlich gravierende ökologische Veränderung angenommen werden. Sie beginnt sowohl im Horizont der **Gänheimbank** wie auch im Horizont der **Bank der kleinen Terebrateln** jeweils mit dem Wandel von *Coenothyris vulgaris* in den kleinen Ökophänotyp „*cycloides*“. Die Anpassung der Ceratiten auf den Ökologiewechsel erfolgt gemeinsam durch Vergrößerung der Septenanzahl und Vorverlegung der Geschlechtsreife auf ein früheres Ontogeniestadium (Progenese). Unterschiedlich ist jedoch die Strategie beim Gehäusebau. Während sich bei den Individuen der *enodis/posseckeri*-Zone die Gehäusegröße in kurzer Zeit um 25% verkleinert, verdoppelt sie sich bis zu den Dimorphen *semipartitus/meissnerianus* allmählich.

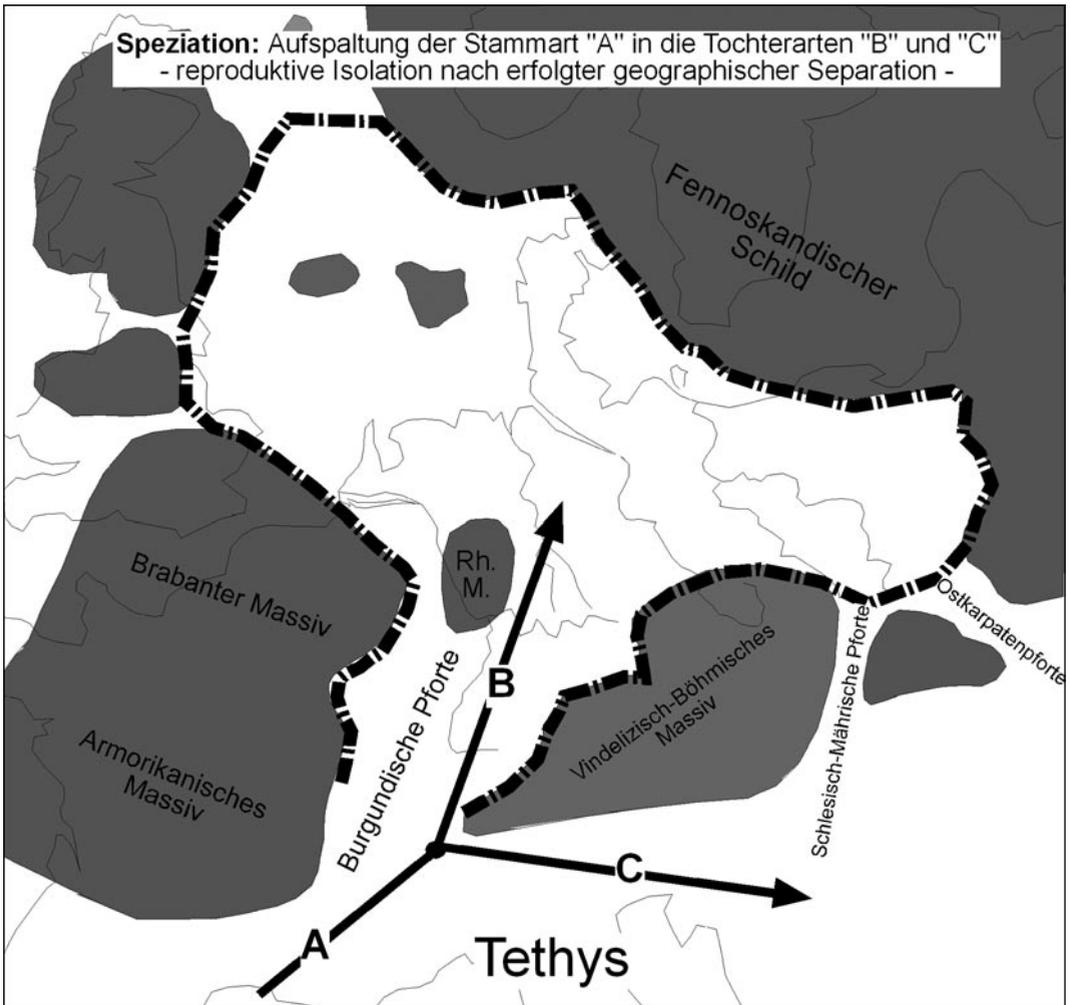
5. *Ceratites nodosus* und die Grundlagen des Biospezies-Konzeptes

Als biologische Wissenschaft ist die Paläontologie in der Lage, im Rahmen der Evolutionsforschung stammesgeschichtliche Abläufe offen zu legen. Das gelingt mit der Beweisführung des Wandels der Variationsbreiten in stratigraphisch aufeinander folgenden Fortpflanzungsgemeinschaften. Die lückenlose evolutive Formenreihe mit den Merkmalsänderungen in den Ce-

ratiten-Populationen von ihrer Immigration in den neu entstandenen Lebensraum Muschelkalkmeer bis zu ihrem Aussterben ist dafür ein ideales Beispiel.

Geschlossene Fortpflanzungsgemeinschaften werden in der Neontologie als „Arten im Sinne des Biospezies-Konzeptes“ begriffen. Untereinander sind verschiedene Biospezies **endogen** durch im Organismus liegende Mechanismen durch Fortpflanzungsisolierung getrennt. Sie verhindern die Erzeugung fruchtbarer Bastarde zwischen zwei Arten. Dauerhafte **exogen** herbeigeführte Fortpflanzungsisolierung, z.B. geographische Isolation von Populationen, führt zur phylogenetischen Aufspaltung. Die auf diese Weise erlangte „reproduktive Isolation“ ist Voraussetzung für die Speziation (Artbildung). Nur eine solche Gruppe von Populationen, die fortpflanzungsmäßig von anderen solchen Gruppen isoliert ist, bildet im Sinne des biologischen Artkonzeptes, eine Biospezies. „Wenn aber solche Biospezies reale und objektiv bestehende Naturgegebenheiten sind, dann muß das entsprechende Konzept zwangsläufig auch für die Paläontologie verbindlich sein“ (WILLMANN 1985). Die biologisch basierte Darstellung der Evolution einer geschlossenen Organismengruppe wie *Ceratites nodosus* ist ein Präzedenzfall paläontologischer Forschung. Deshalb kann es nicht gleichgültig sein, daß sie willkürlich in mehrere typologische „Arten“, Gattungen und Untergattungen zersplittert wird (KLUG et al. 2005). Vielmehr ist in der paläontologischen Taxonomie zu berücksichtigen, daß die von ihr als Biospezies bearbeiteten Objekte evolutionäre Bildungen in der Zeit sind. Darum geht es auch bei Ceratiten nicht lediglich um Namen für Steinkerne mit einer subjektiv-charakteristischen Form zur Bestimmung stratigraphischer Einheiten, sondern um objektiv evolutionäres Beweismaterial einst lebender Organismen.

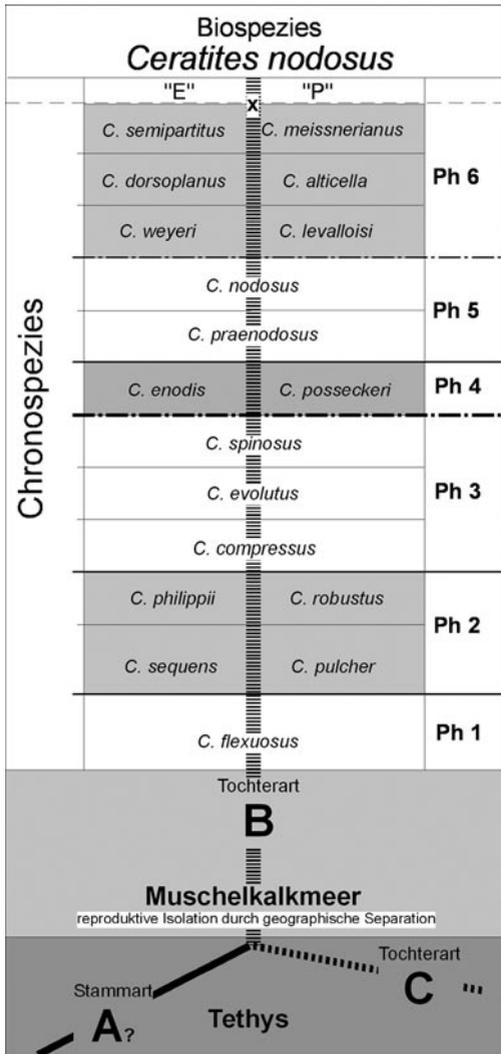
Der neu entstandene Lebensraum „Oberes Muschelkalkmeer“ ermöglichte den heterogenen Populationen der (noch unbekannt)en Stammart „A“ die Immigration in das neue Milieu. Das hatte die geographische Trennung von den anderen Populationen der Stammart A zur Folge und entspricht damit der phylogenetischen Aufspaltung einer Stammart in zwei Tochterarten. Nach zeitlich erfolgter reproduktiver Isolation verhalten sich die Individuen der geographisch voneinander getrennten Populationen der Tochterarten „B“ und „C“ wie Biospezies zueinander (Abb. 31). Zur „**exogenen**“ **Fortpflanzungsisolierung** kommt somit zeitlich limi-



tiert auch eine „endogene“ Fortpflanzungsisolation. Damit wird verdeutlicht, daß der Begriff „reproduktive Isolation“ als Artkriterium nur im Zeitquerschnitt Gültigkeit haben kann (WILLMANN 1985). Die Vorstellung von der Möglichkeit eines beliebigen zwischenzeitlichen „Aus- und/oder Einwanderns“ (vgl. URLICHS 1997, 1999; KLUG et al. 2005) der gleichen Art ist unbiologisch und deshalb unrealistisch. Arten im Sinne des Biospezies-Konzeptes entstehen durch phylogenetische Aufspaltung und existieren vom Zeitpunkt jener Speziation (*flexuosus*-Zone) bis zu ihrer erneuten Aufspaltung in getrennte Tochterarten oder sie sterben wie die letzten dimorphen Ceratiten *meissnerianus/semipartitus* am Ende nachkommenlos aus.

Eine zeitliche Abfolge von Populationen, bei denen wie bei der Ceratiten-Phylogense ein deutlich gegliederter morphologischer Wandel erkennbar ist, bezeichnet man als Formenreihe.

Individuen solcher Formenreihen lassen sich beliebig in mehrere, einander zeitlich ablösende „Zeitformen = Chronospezies“ untergliedern. Alle willkürlichen Grenzziehungen zwischen zwei solchen „Zeitformen“ sind in jeder Beziehung „unbiologisch“, denn ihre Position wird beliebig festgelegt. Die auf diese Weise morphologisch determinierten „Chronospezies-Begriffe“ in einer Formenreihe sind subjektive Definitionen auf der Grundlage naturgegebener Analogien. „Chronospezies-Begriffe“ können deshalb nicht wie von URLICHS (2006)



zuerst in einer Formenreihe angeführt und danach als „Stammart“ und „Tochterart“ bezeichnet werden. Die immer künstlich gezogene Linie am Beginn einer Chronospezies kennzeichnet gleichzeitig das Ende der vorherigen „Zeitform“. Dabei handelt es sich jedoch weder um einen Artbildungsvorgang noch um ein Austerbeereignis, sondern lediglich um einen normalen Übergang zwischen zwei Generationen ein und derselben evolutionären Einheit.

„Chronospezies“ sind deshalb keine real-objektiven Einheiten und damit ohne Anspruch auf einen bio-

logischen Artstatus (ICZN). Der alleinige Artenstehungsmodus einer „Biospezies“ ist die phylogenetische Aufspaltung einer Stammart - die Speziation.

Das Vorkommen der durch phylogenetische Aufspaltung entstandenen Biospezies *Ceratites nodosus* beschränkt sich auf den überwiegend endemischen Lebensraum Muschelkalkmeer. Deshalb können die Nachfahren der nach der phylogenetischen Aufspaltung in der ?Tethys verbliebenen Tochterart „C“ nicht weiter zu dieser Biospezies gestellt werden. Weder in der Dobrudscha, der Provence, auf Sardinien oder Mallorca kann es Chronospezies geben, die zur in sich geschlossenen Formenreihe des *Ceratites nodosus* gestellt werden dürfen. Darüber hinaus verbietet diese eigenständige phylogenetische Entwicklung der Dimorphen jeden Versuch einer zeitlichen Korrelierung mit ähnlichen Morphen außerhalb des Muschelkalkmeeres.

Dank

Mein Dank richtet sich in erster Linie an die Mitglieder des Trias Verein Thüringen Jörg Amling (Erfurt), Sebastian Brandt (Kirchheim), Klaus Ehrhardt (Stadt-ilm), Dr. Walter Elger (Berlin), Dr. Thomas Groh (Rudolstadt), Oliver Schmid (Renningen), Otto Schuster (Horkheim), Peter Thieme (Weimar), Stefan Weiland (Jena) und Alexander Rosenthal (Heiligenstadt). Sie stellten mir ihr gesamtes Belegmaterial zur Verfügung. Ihrer gewissenhaften Sammeltätigkeit ist die umfassende Analyse der Immigration und des Integrationsverhaltens der ältesten germanischen Ceratiten zu verdanken. Herrn Joachim Suchopar (Ostheim) danke ich für die Hilfe bei der Datenerfassung der Belegstücke seiner Sammlung sowie die der Herren Roman Kernwein (Schwanfeld) und Hubert Klein (Wipfeld) aus der fränkischen *semipartitus/meissnerianus*-Zone. Ihrem Sammeleifer ist die erstmalige Analyse der jüngsten germanischen Ceratiten zu schulden. Für Vergleichsmaterial bedanke ich mich bei den Herren Steffen Philipps (Oedheim), Patrick Osburg (Uder), Ulrich Vath (Gleichen-Reinhausen) und Heiko Zahn (Kleinneuhäusen). Den Herren Willy Ockert (Ilshofen) und Alfred Bartholomä (Neuenstein) danke ich für die Erstellung des ersten stratigraphischen Profils in Troistedt. Bedanken

möchte ich mich auch bei Herrn Hardy Winkler (Schiesheim) für die speziell angefertigte Präparationstechnik und bei Herrn Günter Stürmer (Schweinfurt) für die Literatur zur Stratigraphie entlang der A 71.

Den Herren Dr. Walter Elger (Berlin) und Oliver Schmid (Renningen) danke ich für die Übersetzung der Zusammenfassung.

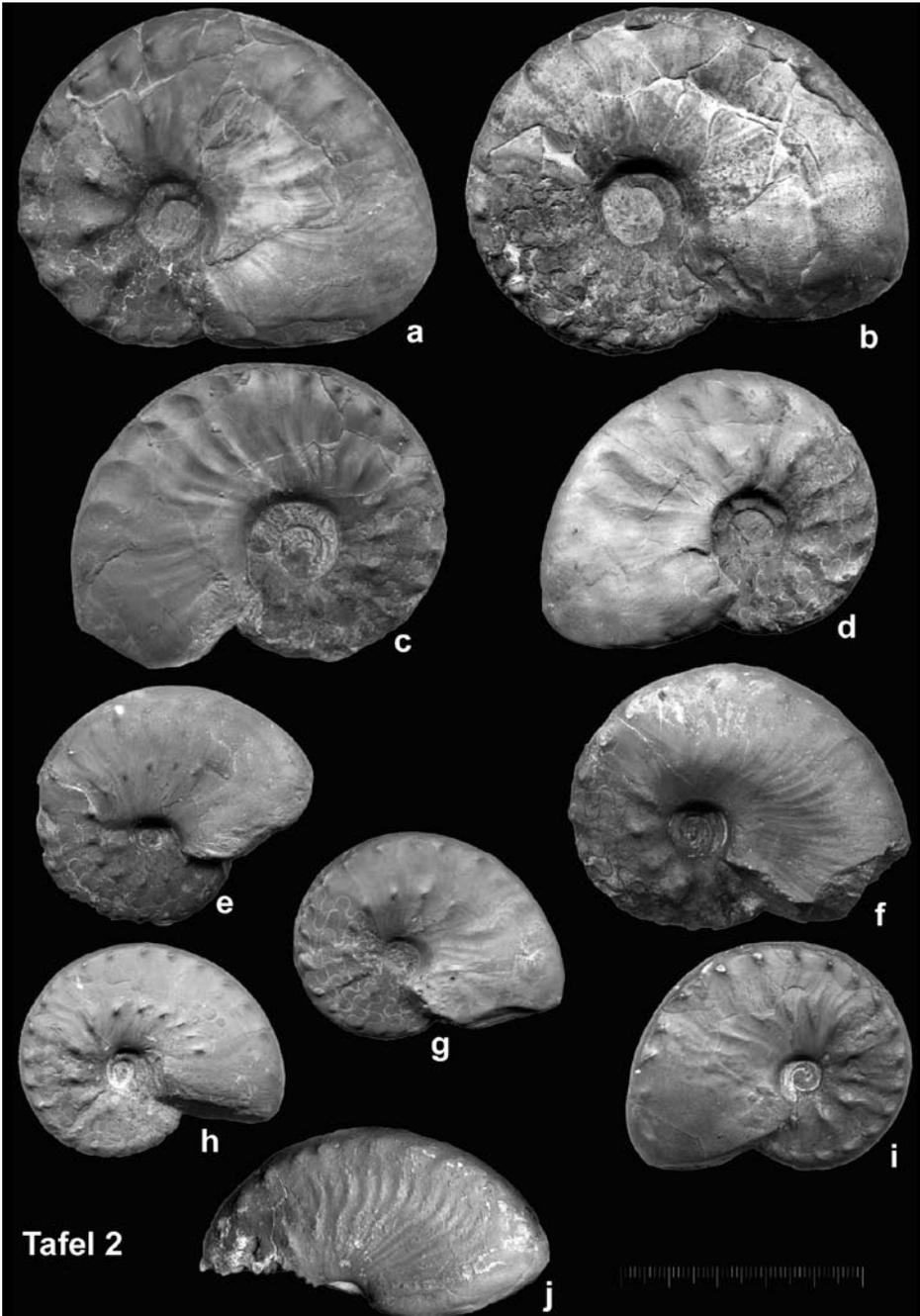
Zu besonderem Dank verpflichtet fühle ich mich Herrn Sebastian Brandt (Kirchheim) für die Anfertigung der handgezeichneten Tafeln und Herrn Matthias Hartmann (NME, Erfurt) für die Diskussionen zur biologischen Problematik.

Literatur

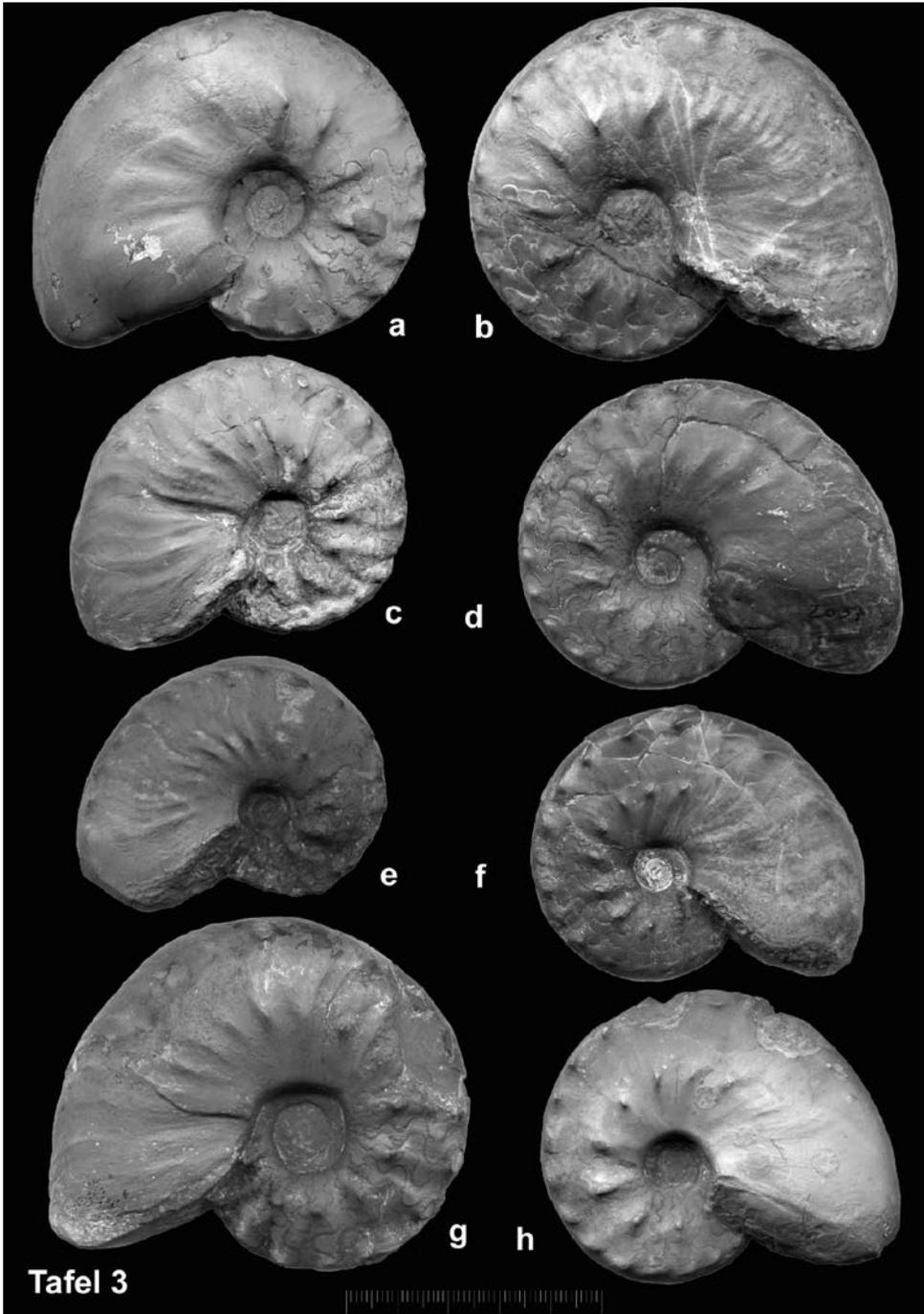
- BARTHOLOMÄ, A. (1985): Ceratiten aus der *atavus*-Zone des Oberen Muschelkalks (Mittl. Trias) vom Kocher/Jagstgebiet. - Jh. Ges. Naturkde. Württemberg **140**: 57-63, 4 Abb., Stuttgart.
- BÜTTNER, G. & G. STÜRMER (2006): Geologie entlang der Autobahn A 71 von Schweinfurt bis zur bayerischen Landesgrenze, Aufnahmen in den Jahren 2000 bis 2005. - Naturwissenschaftliches Jahrbuch Schweinfurt **21**; **22**; **23**: 1-579, Schweinfurt.
- BUSSE, E. (1954): Profil der Unteren und Mittleren Ceratitenschichten vom Eisenberg bei Hessisch-Lichtenau und Walburg. - Notizbl. hess. L. -Amt Bodenforsch., **82**: 152-167, 1 Taf., Wiesbaden.
- HENZ, M. & J. SELL (2006): Geologische Profilaufnahmen im Oberen Muschelkalk entlang der Autobahn A 71 von Schweinfurt bis zur bayerischen Landesgrenze. - Naturwissenschaftliches Jahrbuch Schweinfurt **21-23**: 355-398, Schweinfurt.
- HOFFMANN, U. (2000): Die Forschungsbohrung Ebenhausen bei Bad Kissingen (Unterer Keuper / Oberer Muschelkalk / Mittlerer Muschelkalk). - Geologica Bavarica **105**: 123-135, München.
- KLUG, C., W. SCHATZ, D. KORN & G. REISDORF (2005): Morphological fluctuations of ammonoid assemblages from the Muschelkalk (Middle Triassic) of the Germanic Basin – indicators of their ecology, extinctions, and immigrations. - Palaeo **221**: 7-34, 8 Fig..
- 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. XXXIV-LIV Jena.
- REIN, S. (1987): Der mediane Fadenkiel der Ceratiten. - Veröff. Naturkundemuseum Erfurt **6**: 71-74, 2 Abb.
- (1988a): 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.
 - (1988b): Die Ceratiten der *pulcher/robustus*-Zone Thüringens. - Veröff. Naturhist. Mus. Schleusingen **3**: 28-38, 2 Taf., 4 Abb., 7 Tab.
 - (1999): Über *Ceratites armatus* PHIL. und *Ceratites münsteri* PHIL. aus dem Oberen Muschelkalk Thüringens. - Veröff. Naturhist. Mus. Schleusingen **14**: 43-51, 16 Abb.
 - (2001): Neue Erkenntnisse zur Evolutionsbiologie der germanischen Ceratiten.- Ontogenese, Phylogense und Dimorphismusverhalten. - Freiburger Forschungshefte, C **492**, 9: 99-120, 5 Abb., 4 Taf., Freiberg.
 - (2003): Zur Biologie der Ceratiten der *spinosus*-Zone - Ergebnisse einer Populationsanalyse. Teil I: Populationsstatistik, Sexual-
- Dimorphismus und Artkonzept. - Veröff. Naturkundemuseum Erfurt **22**: 43-67, 16 Abb., 2 Prof..
- (2004): Zur Biologie der Ceratiten der *spinosus*-Zone - Ergebnisse einer Populationsanalyse. Teil II: Variationsbreite der Skulptur- und Suburbildungen. - Veröff. Naturkundemuseum Erfurt **23**: 33-50, 20 Abb., 2 Prof.
 - (2005): Zur Biologie der Ceratiten der *spinosus*-Zone - Ergebnisse einer Populationsanalyse. Teil III: Schlussfolgerungen zur biologischen Organisation und Lebensweise des Ceratitientieres. - Veröff. Naturkundemuseum Erfurt **24**: 13-34, 18 Abb.
 - (2006): Zur Biologie der Ceratiten der *compressus*-Zone - Ergebnisse einer Populationsanalyse. - Veröff. Naturkundemuseum Erfurt **25**: 47-68, 29 Abb.
- 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. (1997): Die Gattung *Ceratites* (Ammonoidea) aus dem Muschelkalk der Provence (Mitteltrias, Südost-Frankreich). - Stuttgarter Beitr. Naturk., B; **252**: 12 S., 5 Abb.
- (1999): Cephalopoden im Muschelkalk und Lettenkeuper des Germanischen Beckens. - in: Trias, eine ganz andere Welt: Hauschke & Wilde (Hrsg.), S. 343-354, 19 Abb., München.
 - (2006): Dimorphismus bei *Ceratites* aus dem Germanischen Oberen Muschelkalk (Ammonoidea, Mitteltrias) mit Revision einiger Arten. - Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **363**: 1-85., 10 Abb., 3 Tab., 11 Taf.
- URLICHS, M. & R. MUNDLOS (1980): Revision der Ceratiten aus der *atavus*-Zone (Oberer Muschelkalk, Oberanis) von SW-Deutschland. - Stuttgarter Beitr. Naturk., B; **48**: 1-42, 7 Abb., 4 Taf..
- (1987): Revision der Gattung *Ceratites* DE HAAN 1825 (Ammonoidea, Mitteltrias). I. Stuttgarter Beitr. Naturk., B; **128**: 1-36, 16 Abb.
- URLICHS, M. & U. VATH (1990): Zur Ceratiten-Stratigraphie im Oberen Muschelkalk (Mitteltrias) bei Göttingen (Süd-niedersachsen). - 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 Autors:

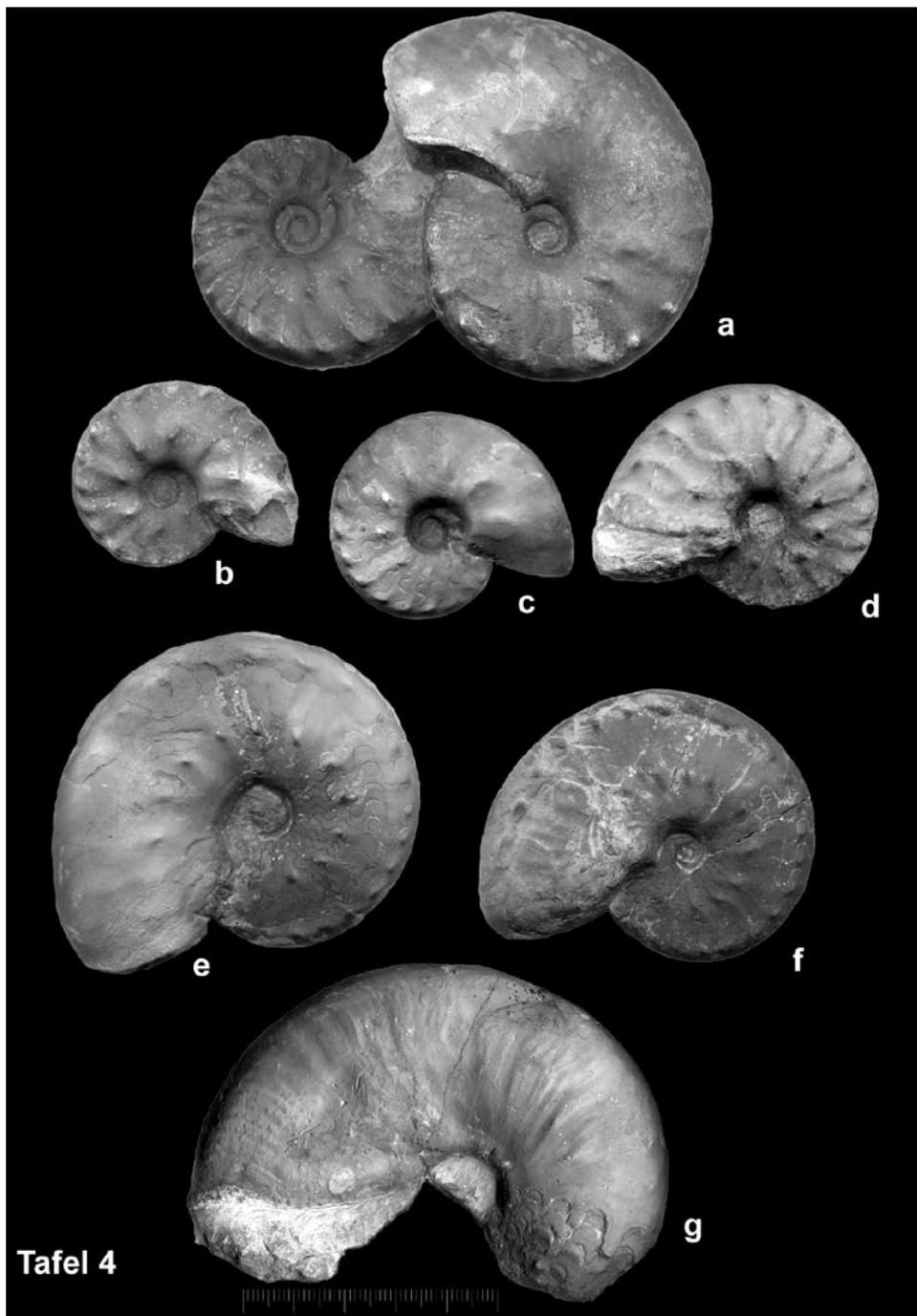
Siegfried Rein
Hubertusstr. 69
D-99094 Erfurt-Rhoda



Tafel 2: a: *C. flexuosus* „P“, Troistedt, Größe 88mm, *Tetractinella*-Bank (= T-Bk) + 2,80m, Phase „a“; b: *C. flexuosus* „E“, Troistedt, Größe 95mm, T-Bk + 2,80m, Phase „a“; c: *C. flexuosus* „P“, Troistedt, Größe 80mm, T-Bk + 3,10m, Phase „a“; d: *C. flexuosus* „P“, Troistedt, Größe 73mm, T-Bk + 3,20m, Phase „a“; e: *C. flexuosus* „E“, Troistedt, Größe 59 mm, T-Bk + 3,60m, Phase „a“; f: *C. flexuosus* „P“, Troistedt, Größe 74 mm, T-Bk + 3m, Phase „a“; g: *C. flexuosus* „E“, Troistedt, Größe 56 mm, T-Bk + 3,30m, Phase „a“; h: *C. flexuosus* „P“, Troistedt, Größe 62 mm, T-Bk + 6,20m, Phase „b“; i: *C. flexuosus* „E“, Troistedt, Größe 73 mm, T-Bk + 2,50m, Phase „a“.

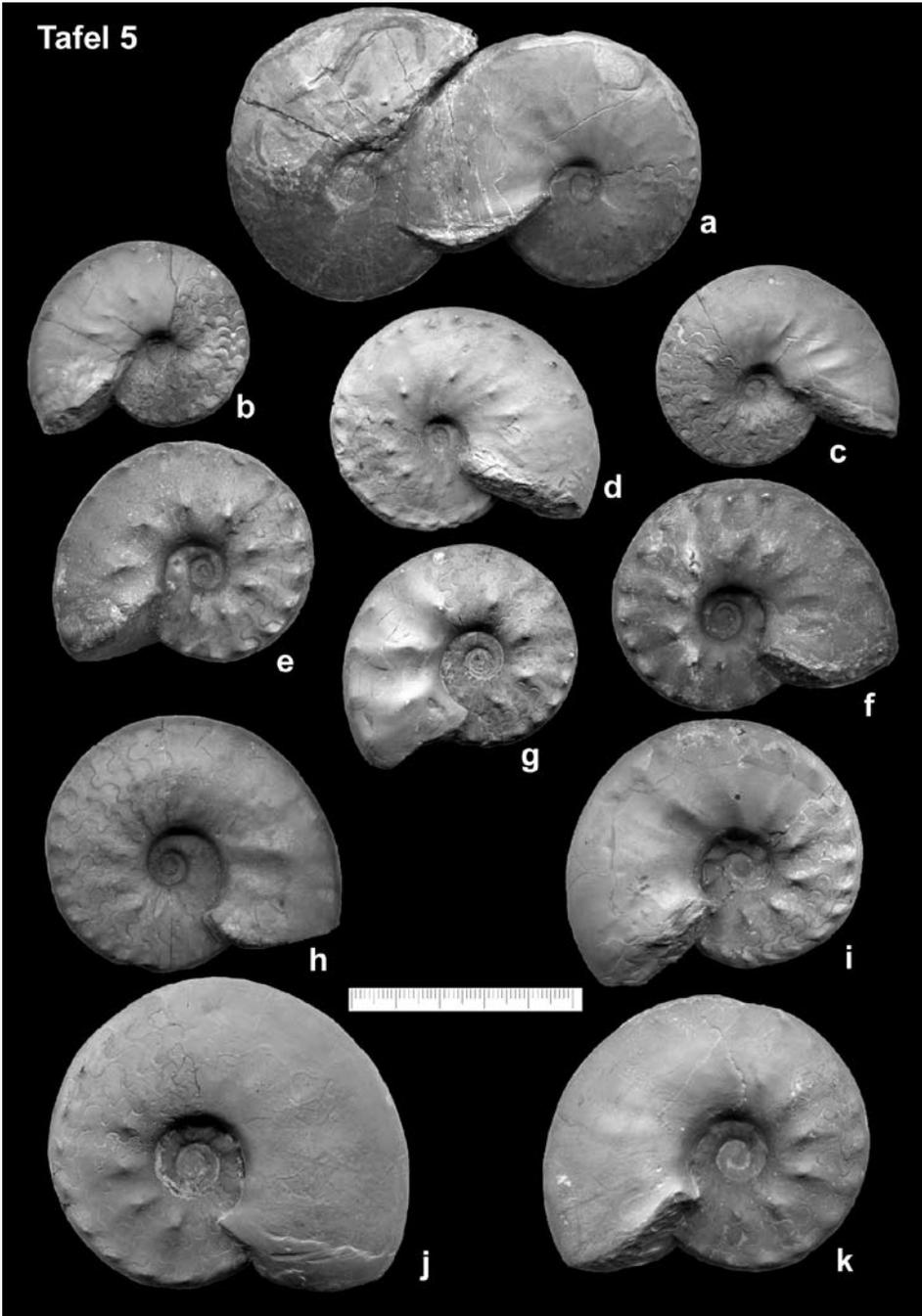


Tafel 3: a: *C. flexuosus* „P“, Troistedt, Größe 76 mm, T-Bk + 7,00m, Phase „b“; b: *C. flexuosus* „P“, Troistedt, Größe 88 mm, T-Bk + 7,10m, Phase „b“; c: *C. flexuosus* „E“, Troistedt, Größe 68 mm, T-Bk + 3,30m, Phase „a“; d: *C. flexuosus* „E“, Troistedt, Größe 76 mm, T-Bk + 3,70m, Phase „a“; e: *C. flexuosus* „P“, Troistedt, Größe 60 mm, T-Bk + 2,80m, Phase „a“; f: *C. flexuosus* „E“, Troistedt, Größe 71 mm, T-Bk + 6,50m, Phase „b“; g: *C. flexuosus* „P“, Ernstroda, Größe 86 mm, T-Bk + 2,50m, Phase „a“; h: *C. flexuosus* „P“, Troistedt, Größe 73 mm, T-Bk + 8,20m, Phase „b“.



Tafel 4: a: *C. sequens* / *C. pulcher*, Bischofroda, Größe 77 / 53 mm, T-Bk + 12m, Phase „c“; b: *C. pulcher*, Bischofroda, Größe 46 mm, T-Bk + 12m, Phase „c“; c: *C. pulcher*, Troistedt, Größe 47 mm, T-Bk + 11,80m, Phase „c“; d: *C. pulcher*, Troistedt, Größe 77 mm, T-Bk + 10,70m, Phase „c“; e: *C. sequens*, Troistedt, Größe 75 mm, T-Bk + 11,80m, Phase „c“; f: *C. sequens*, Troistedt, Größe 68 mm, T-Bk + 9,30m, Phase „c“; g: *C. sequens*, Troistedt, Größe 94 mm, T-Bk + 9,50m, Phase „c“.

Tafel 5



Tafel 5: a: *C. sequens*, Troistedt, Größe 71 / 72 mm, T-Bk + 12,60m, Phase „d“; b: *C. sequens*, Troistedt, Größe 51 mm, T-Bk + 13,00m, Phase „d“; c: *C. sequens*, Troistedt, Größe 57 mm, T-Bk + 12,50m, Phase „d“; d: *C. sequens*, Troistedt, Größe 64 mm, T-Bk + 12,00m, Phase „d“; e: *C. pulcher*, Troistedt, Größe 63 mm, T-Bk + 12,40m, Phase „d“; f: *C. pulcher*, Troistedt, Größe 67 mm, T-Bk + 11,80m, Phase „c“; g: *C. pulcher*, Troistedt, Größe 47 mm, T-Bk + 12,50m, Phase „d“; h: *C. sequens*, Troistedt, Größe 71 mm, T-Bk + 13,00m, Phase „d“; i: *C. pulcher*, Troistedt, Größe 70 mm, T-Bk + 12,50m, Phase „d“; j: *C. pulcher*, Troistedt, Größe 86 mm, T-Bk + 13,00m, Phase „d“; k: *C. pulcher*, Troistedt, Größe 76 mm, T-Bk + 14,30m, Phase „d“.

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: 2007

Band/Volume: [26](#)

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

Artikel/Article: [Die Biologie der Certiten der flexuosus-, sequens/pulcher- und semipartius/meissnerianus-Zone - Entstehung und Aussterben der Biospezies Ceratites nodosus 39-67](#)