Germanonautilus bidorsatus und ?*Germanonautilus tridorsatus* (Nautiloidea) aus dem Oberen Muschelkalk (Mitteltrias, Anis – Ladin). Teil 1: Speziation, Ontogenese und Phylogenese

Siegfried Rein

Zusammenfassung

Aus dem Oberen Muschelkalk wurden 1250 Nautiliden statistisch bearbeitet. Die Messwerte und Parameter von *G. bidorsatus* und ?*G. tridorsatus* sind faktisch identisch, erscheinen nicht normalverteilt und belegen eine übergroße Variationsbreite. Die Unterscheidung der Arten ist nur am Nabelbau gegeben. Variabel ist auch der Einbau der Kammerscheidewände in den Phragmokon. Weder die Gehäusegröße, die Anzahl der Kammern noch gedrängt stehende Septen sind ein Indiz für Geschlechtsreife. Ein Sonderfall der Schalendiagenese des Fundortes Troistedt ermöglichte die Rekonstruktion der bislang unbekannten originalen Gehäusemündung. Auf diese Weise wurde ein grundverschiedener Gehäusebauplan der beiden Arten sichtbar.

Die Wohnkammer von *G. bidorsatus* hat eine Größe von 180°. Auf ihr erstreckt sich eine an der Basis schmal gerundete Trichtermündung über 35°. Die Wohnkammer von ?*G. tridorsatus* hat eine Größe von 235°. Auf ihr erstreckt sich eine an der Basis weitgerundete Trichtermündung über 50°. Diese gravierenden genetisch basierten Unterschiede erklären sich bei der Suche nach dem Ursprung ihrer Stammarten.

Der Ursprung der Stammreihe der Spezies *Germanonautilus bidorsatus* Mojs., 1902 liegt in der Austroalpin-dinarischen Faunenprovinz der Paläotethys. Die Stammart ist *Germanonautilus salinarius* Mojs. 1882. Gemeinsam mit Conodonten der Conodonten-Zone 1 immigrierte *G. salinarius* an der Basis des Trochitenkalks in die im Oberen Muschelkalk neu entstehende Germanische Faunenprovinz. Nach erfolgter geographischer und reproduktiver Isolation kommt es zur Speziation der endemischen Art *G. bidorsatus*. Ihre Phylogenese beginnt im Muschelkalkmeer unter flachmarinen Bedingungen (Trochitenkalk-Formation), wechselt erfolgreich über die allmähliche Anpassung an die marinen Bedingungen der Meißner-Formation schließlich in unterschiedlich brackische Lebensräume von der Warburg-Formation bis zur Erfurt-Formation im Unteren Keuper. Erst mit dem Verlust des aquatischen Lebensraums stirbt *Germanonautilus bidorsatus* nachfahrenlos aus.

Die Biospezies *Germanonautilus bidorsatus* ist eine eurypotente fossile Art.

Der Ursprung der Stammreihe der Spezies ?*Germanonautilus tridorsatus* Böttcher, 1938 liegt in der Sephardischen Faunenprovinz der Neotethys. Die Stammart wurde von Kummel (1960) und Parnes (1986) fälschlich zur Gattung *Germanonautilus* gestellt und mit *G. salinarius* synonymisiert. Gattung und Art müssen deshalb neu beschrieben werden. Gemeinsam mit Conodonten der Conodonten-Zone 2 immigrierte die Stammart im Hangenden der *Tetractinella*-Bank in die Germanische Faunenprovinz. Nach erfolgter geographischer und reproduktiver Isolation entstand die endemische Art ?*G. tridorsatus*. Ihre Phylogenese beginnt im Muschelkalkmeer unter marinen Bedingungen (Meißner-Formation) und passt sich physiologisch erfolgreich an die wechselnden Lebensbedingungen dieses Ökosystems an. Der Milieuwechsel zu brackischen Verhältnissen im Hangenden der Gänheim-Bank übersteigt die ökologische Toleranzgrenze. ?*G. tridorsatus* stirbt nachfahrenlos aus.

Die Biospezies ?*Germanonautilus tridorsatus* ist eine stenopotente fossile Art.

Abstract

1250 nautilids from the Upper Muschelkalk were investigated statistically. The measured values and parameters of G. *bidorsatus* and ?*G. tridorsatus* are found to be identical. They do not appear to be normally distributed, and demonstrate enormous variability. The distinction of species is possible only by their different umbilical shape. The internal connection of septa to the phragmocone is also variable. Neither shell size, number of chambers nor closely spaced septa are indicative of sexual maturity.

Exceptional shell diagenesis from the Troistedt locality allowed the formerly unknown original aperture to be reconstructed, making the entirely different body plan of these two species apparent.
The body chamber of *G. bidorsatus* is 180° long. A funnel aperture, narrowly rounded at its base, extends over 35°. The body chamber of ?*G. tridorsatus* has a length of 235°. Its funnel aperture, broadly rounded at its base, extends over 50°.
These profound differences, with a genetic basis, can be clarified by tracing the origin of their parent species. The lineage leading to *Germanonautilus bidorsatus* Mojs., 1902 originates in the Austro-alpine faunal province of the Palaeotethys. The ancestral species is *Germanonautilus salinarius* Mojs. 1882. Together with conodonts of the conodont zone 1, *G. salinarius* immigrated at the base of the Trochitenkalk into the developing new Germanic faunal province of the Upper Muschelkalk. Geographic as well as reproductive isolation led to the speciation of the endemic species *G. bidorsatus*. Its phylogenesis starts in the Muschelkalk-sea under shallow marine conditions (Trochitenkalk-formation). Successful gradual adaptation to the marine conditions of the Meißner-formation allowed it finally to enter variably brackish habitats from the Warburg-formation to the Erfurt-formation of the Lower Keuper. *Germanonautilus bidorsatus* only became extinct without descendants because of the disappearance of the aquatic biosphere. The biospecies *Germanonautilus bidorsatus* is an eurypotent fossil species.

The lineage leading to *Germanonautilus tridorsatus* Böttcher, 1938 originates from the sephardic faunal province of the Neotethys. The parent species was erroneously placed by Kummel (1960) and Parnes (1986) within the genus *Germanonautilus*, and synonymized with *G. salinarius*. It is necessary to redescribe genus and species. Together with conodonts of the conodont zone 2, the parent species immigrated into the Germanic faunal province, above the *Tetractinella*-bank. After geographic as well as reproductive isolation the endemic species ?*G. tridorsatus* developed. Its phylogenesis had its origin in the Muschelkalk-sea under marine conditions (Meißner-formation), and it successfully adapted physiologically to the variable habitat conditions of this ecological system. The environmental change to brackish conditions at the top of the Gänheim-bank exceeded its ecological tolerance, and ?*G. tridorsatus* vanished without descendants. The biospecies ?*Germanonautilus tridorsatus* is a stenopotent fossil species.

Key words: Trias, Muschelkalk, Illyr, Palaeothetys, Neotethys; austroalpine-dinarian faunal province, Germanian faunal province, Sephardic faunal province, Nautiloidea, palaeoecology

1. Einleitung

Die Ablagerungen des Oberen Muschelkalks haben in Thüringen eine Mächtigkeit von 71 Metern. An der Schichtenfolge wird die wechselhafte Entwicklung der geologischen und ökologischen Veränderungen eines Binnenmeeres sichtbar. Am Anfang immigrierten marine Faunenelemente aus den nördlichen Randgebieten der Tethys über die Burgundische Pforte in den neu entstandenen Lebensraum im germanischen Becken. Zu den erfolgreichsten Einwanderern in das Muschelkalkmeer gehörten Nautiliden. Geraume Zeit lebten zwei bislang gemeinsam zur Gattung *Germanonautilus* gestellte Arten nebeneinander. Die evolutive Entwicklung der Art *Germanonautilus bidorsatus* kann im gesamten Oberen Muschelkalk und Unteren Keuper lückenlos verfolgt werden. Auffallend ist das phylogenetisch divergente Verhalten der zweiten Art ?*Germanonautilus tridorsatus*, denn ihre Existenz endet unvermittelt mit dem Fazieswechsel von der Meißner-Formation zur Warburg-Formation. Ein derartiges Artverhalten deutet auf eine grundverschiedene ökologische Potenz bei der Anpassung an sich ändernde abiotische Umweltfaktoren. Eigentlich müssten Nautiliden als Kosmopoliten aufgrund einer großen Reaktionsbreite in einer Vielfalt von Biotopen lebensfähig gewesen sein. Immerhin besiedelte die Gattung *Germanonautilus* in der Triaszeit Europa, Asien, Nordafrika und Nordamerika. Deshalb wirft das auffallend divergierend physiologische Verhalten der zwei Arten elementare Fragen auf.
Mit der exakt stratigraphisch basierten Aufsammlung von 991 Nautiliden der Fundstelle Troistedt wird eine quantitative und qualitative Analyse autökologischer Aspekte im Zusammenhang mit den abiotischen Veränderungen der gesamten Meißner-Formation ermöglicht. Ergänzt wird die Untersuchung mit der nachträglichen Einbeziehung von 250 Individuen *G. bidorsatus*

der Warburg- und Erfurt-Formation in die statistische Analyse. Auf diese Weise wird eine neue Sicht auf die Phylogenese der beiden Arten ermöglicht.

2. Der Fundort Troistedt

2.1 Paläogeographische Lage

2.2 Stratigraphische Gliederung

3. *Germanonautilus bidorsatus* und ?*Germanonautilus tridorsatus* aus dem Muschelkalk-Aufschluss Troistedt

Das Schotterwerk der Firma RENA in Troistedt entstand 1993. Die Materialentnahme umfasste anfangs die obersten 10 Meter Dolomite des Mittleren Muschelkalks und 48 Meter des Oberen Muschelkalks bis zwei Meter über der *cycloides*-Bank. Das Außergewöhnliche dieser Fundstelle ist die Ablagerung ohne Schichtlücken mit einer durchgehenden Fossilführung bei bester diagenetischer Erhaltung. Vorbedingung für eine exakt horizontiert gesicherte Fossilbergung war die Erstellung aktueller feinstratigraphischer Profile von Ockert & Rein (1994–2000). Auf diese Weise konnten nach neun Jahren intensiver Sammeltätigkeit 991 Nautiliden (542 *G. bidorsatus* / 449 ?G. *tridorsatus*) für eine wissenschaftliche Bearbeitung geborgen und archiviert werden. Die Besonderheit ist, dass es sich dabei ausschließlich um

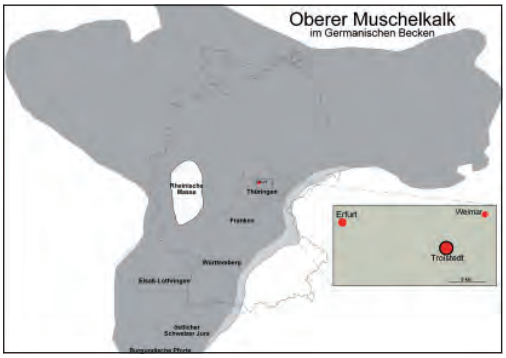


Abb. 1: Der Fundort Troistedt

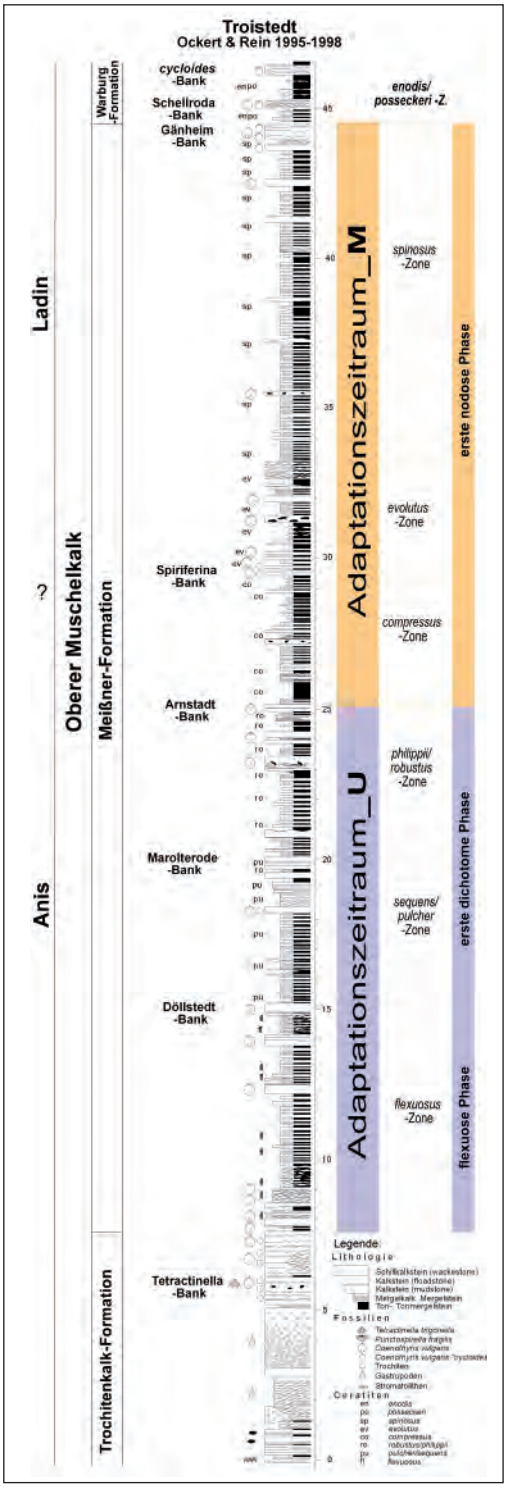


Abb. 2 (rechts)**:** Litho- und biostratigraphisches Profil Troistedt

Abb. 3: *Germanonautilus* in Steinkernerhaltung; Abb. **3a** *Germanonautilus bidorsatus*, NME Nr. 13; 394, D1 = 214 mm, *sequens/pulcher*-Zone Troistedt. Artmerkmal: die Nabelwand fällt vom Umbilikalrand schräg zur Naht ein. Abb. **3b** ?*Germanonautilus tridorsatus*, NME Nr. 13; 391, *sequens/pulcher*-Zone Troistedt, D1 = 216 mm. Artmerkmal: die Nabelwand fällt vom Umbilikalrand senkrecht zur Naht ein.

Individuen von zwei Arten einer Fundstelle handelt, an denen ihre parallele evolutive Entwicklung während des Zeitraums der Meißner-Formation nachvollzogen werden kann.

3. 1 Methode

Die Unterscheidung der Arten erfolgte nach der Ausbildung der Nabelwand von der Umbilikalkante bis zur Naht (Abb. 3). Die für die statistische Analyse relevanten Messwerte und die daraus errechneten Gehäuseparameter sind aus dem Messwert-Schema ersichtlich. Zielstellung war eine möglichst maximale Erfassung aller charakterisierenden Daten der Gehäuse-Morphologie zum Vergleich beider Arten. Die postmortal vollständige Verfüllung des leeren Gehäuses wird durch die Form der Trichtermündung verhindert (Abb. 4). Deshalb ist die Wohnkammer von *Germanonautilus* nie komplett erhalten.

Reale Werte zum Vergleich der Gehäusegrößen liefert der Bezug auf den Durchmesser „**D1**“ („**D2**“). Dem entsprechend wurden die Steinkerne in 7 Größenklassen (A = <5 cm; B = 5–10 cm; C =10–15 cm; D = 15–20 cm; E = 20–25 cm; F =25–30 cm; G = >30 cm) unterteilt und statistisch in den Gruppen „**A/B**“; „**C**“; „**D**“; „**E**“ und „**F/G**“ zusammengefasst. Mit dieser Unterteilung wird in Diagrammen die ontogenetische Entwicklung der Individuen stufenweise nachvollziehbar.

Erkenntnisse zur *Germanonautilus*-Phylogenese werden mit der Teilung der stratigraphischen Abfolge an der Arnstadt-Bank in zwei Zeitebenen ermöglicht (Abb. 2). Diese Zeiträume entsprechen gleichzeitig den für die

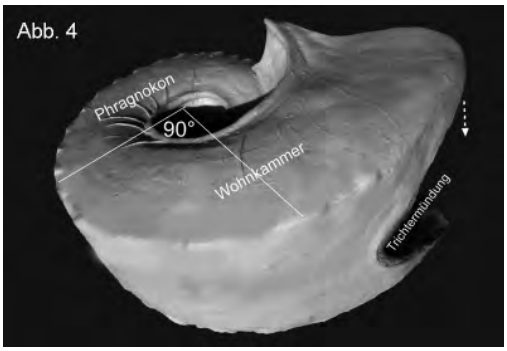


Abb. 4: Die offene Form der Trichtermündung verhindert die vollständige Verfüllung des Nautilus-Gehäuses.

Ceratiten-Phylogenese entscheidenden Entwicklungsphasen (Rein 2007). Da *Ceratites* und *Germanonautilus* etwa zeitgleich immigrierten, kann damit ihr Anpassungsverhalten korreliert werden. Für *Germanonautilus* werden in der Analyse für diese Adaptationszeiträume die Begriffe „**U**“ und „**M**“ verwendet. Das auf diese Weise gruppierte Belegmaterial für den Fundort Troistedt umfasst 991 Individuen mit den Bezeichnungen „**T**“ für ?*G. **t**ridorsatus* und „**B**“ für *G. **b**idorsatus* in der nachfolgenden statistischen Aufgliederung. In Umgehung des praktisch bei dieser Fossilmenge nicht zu realisierenden Präparationsaufwandes wurde ein großer Teil der Belege am Phragmokon-Ende zur Wohnkammer durchgesägt. Die auf der Schnittfläche sichtbaren Gehäusestrukturen ermöglichten somit die Artbestimmung und die Abnahme von Messwerten.

Beim Milieu-Wechsel von der marinen Fazies der Meißner-Formation zur Brackwasser-Fazies der Warburg-Formation im Hangenden der Gänheim-Bank stirbt ?*G. tridorsatus* aus. Zur vergleichenden Bewertung der physiologisch basierten Anpassungsvorgänge von *G. bidorsatus* auf diesen Milieuwechsel wurden Messwerte von weiteren 250 Individuen zwischen Thüringen und Lothringen erfasst. Dafür wird die Warburg-Formation in die Zeitabschnitte „**Pr**“ für Progenese Phase (Gänheim-Bank bis *cycloides*-Bank) und „**O**“ für obere Zone (Hangendes der *cycloides*-Bank bis Grenzdolomit) unterteilt (vgl. Abb. 9). Auf diese Weise kann, korreliert mit den Troistedter Werten, mit gemeinsamen Diagrammen das Anpassungsverhalten von *G. bidorsatus* durchgehend dargestellt werden.

Alle Messwerte und Gehäuseparameter sind digital erfasst und mit den Ergebnissen als Datei im Archiv des Naturkundemuseums Erfurt unter der Bezeichnung „Genau_2016“ hinterlegt.

3.2 Messwerte-Schema

Durchmesser:	**D1; D2**
Windungshöhe:	**h1u; h2u**
	h1n; h2n; h3n
	h4n = (h2n+h2n+h3n)/3
Windungsbreite:	**bv1; bv2**
	bm1; bm2
Nabelweite:	**N1;** N2

S: Abstand vom ersten zum dritten Septum

G: Anzahl der Septen auf 180°

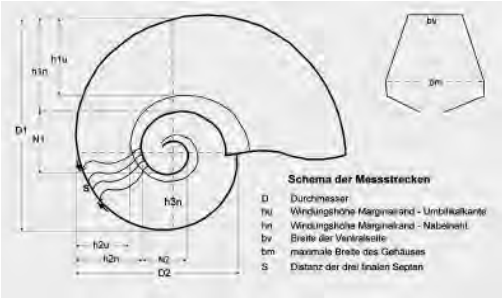


Abb. 5: Messwerte

Daraus berechnete Gehäuse-Parameter

Innenspirale:	**I**	= (N1 / D1)*100
Nabeleinfall:	**T**	= h1u / h1n
Gehäusequerschnitt :	**Qv**	= (bv / hn) * 100
	Qm	= (bm / hn) * 100

Ontogenie-Parameter

Septen auf 180°

Drängungs-Index:	**Dg**	= S / h4n

3.3 Statistik

Messwerte und Fehlerquellen – Mit der beim Wachstum schrittweise zunehmenden Gehäusegröße wird die dabei entstehende Gehäusemorphologie durch die Komponenten Windungshöhe „**hn**“ und Windungsbreite „**bv**; **bm**“ vorgegeben. Deshalb sind diese Messwerte wichtige ontogenetische Indikatoren. Die Vorstellung eines postmortal gleichförmig verfüllten und ohne Deformation überlieferten *Germanonautilus*-Steinkerns bleibt eine Fiktion. Diese Erkenntnis betrifft selbst die Beschreibung scheinbar ideal erhaltener „Vitrinenstücke“. Der Gehäuse-Querschnitt der Individuen verändert sich durch Kompaktion bei seitlicher Einbettung und bei senkrechter Einbettung zusätzlich noch durch Quetschung unterschiedlich stark. Dieses Handicap wurde bei der Erfassung der Messwerte zwar weitgehend berücksichtigt, Messfehler bleiben jedoch trotz aller Sorgfalt unvermeidbar. Sie werden letztendlich mit der Vielzahl der Belegstücke weitgehend kompensiert. Die Streubreite der Maße einzelner Merkmale um das arithmetische Mittel ist wie die Standardabweichung unterschiedlich groß. Da sich Median und Mittelwert in den Grundgesamtheiten häufig deutlich unterscheiden, erscheinen die Werte

nicht „normalverteilt“. Auch wenn damit die Repräsentativität des Mittelwertes abgeschwächt erscheint, basiert die graphische Darstellung in den Diagrammen durchgehend auf dem arithmetischen Mittel.

Gehäusegröße und Geschlechtsreife

Bei Mollusken wie Muscheln und Schnecken stagniert in der Regel mit der Geschlechtsreife das Gehäusewachstum. Echte Epökie mit zu Lebzeiten beim Gehäusevorbau überwachsenen *Placunopsis ostracina* Schloth. und *Spirorbis valvata* Berg. auf *Germanonautilus*-Steinkernen belegt ein sehr hohes Lebensalter der Muschelkalk-Nautiliden (Rein 1997). Deshalb entspricht die Einteilung in Größenklassen der Darstellung einer natürlichen Mortalitätsrate (Tafel I–IV). Der rezente *Nautilus* wächst langsam. Es wird vermutet, dass er bereits beim Wachstum die Geschlechtsreife erreicht und sich dabei mehrmals fortpflanzt. Zum Erhalt des Schwebegleichgewichts wird beim Wachstum die Gewichtszunahme des Tieres und die damit beim Vorbau des Gehäuses erfolgte Volumenzunahme (=Zunahme der Auftriebskraft) mit dem Einbau der Kammern (=Austarieren des Gewichts im Gehäuseinneren) synchronisiert. Mit dem Erreichen der Endgröße stehen bei *Nautilus* die letzten Septen leicht gedrängt. Ob sich ähnliche genetische Anlagen aus dem Verhaltensmuster auch für die Muschelkalk-Nautiliden ableiten lassen, müsste beim Vergleich der Anzahl eingebauter Septen „**S**“ mit ihrer jeweiligen Position zueinander beim Drängungsindex „**Dg**“ sichtbar werden. Auf diese Weise dient der *Germanonautilus*-Phragmokon wie eine zu Stein gewordene „blackbox“ als Datenspeicher (Tafel III c–h).

3.4 Gehäuse-Messwerte

Ontogenese und Wachstum – Tafel I a/b

Aus den Diagrammen kann mit der jeweiligen Unterteilung in Größenklassen „**A/B**“ bis „**G**“ (Größenklasse „**F**“ wird in der Meißner-Formation nicht erreicht) und Adaptationszeiträume „**U**“ und „**M**“ sowohl die Individualentwicklung als auch beim Vergleich der Arten „**T**“ (*tridorsatus*) und „**B**“ (*bidorsatus*) das verschiedene Anpassungsverhalten auf Artebene nachvollzogen werden. Auffallend ist die drastische Abnahme der Fossildichte vom Zeitraum „**U**“ zum Zeitraum „**M**“ trotz gleicher Profilmächtigkeit von jeweils 20 m (vgl. Abb. 6). So stehen den 725 (= 75 %) Individuen des unteren Bereiches „**U**“ bis zur Arnstadt-Bank lediglich 246 (= 25 %) Individuen des oberen Bereiches „**M**“ bis zur Gänheim-Bank gegenüber.

Eine Besonderheit ist die gleichbleibende Größenverteilung von *G. bidorsatus* in den Größenklassen von „**A/B**“ bis „**E**“ im unteren Zeitabschnitt bis zur Arnstadt-Bank (Tafel I a). Hier bewegt sich der gemeinsame prozentuale Größenanteil in den Größenklassen bei einer natürlichen Mortalitätsrate konstant zwischen 22–26 % der Gesamtpopulation. Bemerkenswert ist, dass bereits Strombeck (1849) auf *die Häufigkeit kleiner 3,5–4 Zoll Durchmesser erreichender breitmündiger Stücke in den untersten Schichten des oolithischen Kalkes* verweist.

Mit 5 Individuen einer Gehäusegröße größer 25 cm entfällt lediglich 1 % auf diese Größenklasse.

Nach einer von Urlichs (2015) vertretenen Hypothese müsste *Germanonautilus bidorsatus* erst mit der Größenklasse „**G**“ die Geschlechtsreife erreicht haben und 99 % der Individuen wären nachfahrenlos geblieben.

Im Zeitraum „**M**“ „normalisiert“ sich bis zur Gänheim-Bank die prozentuale Verteilung der Individuen bei der Größenverteilung. Mit dem Anteil von 78 % erweisen sich die Größenklassen „**D/E**“ mit 15–25 cm als optimal erreichte Gehäusegröße.

Gleiches gilt mit einem Anteil von 79 % der Größenklasse „**D/E**“ auch für ?*G. tridorsatus*, hier allerdings für die Individuen in beiden Zeitabschnitten „**U**“ und „**M**“.

Beim Wachstumsverhalten im Zuge der Anpassung an die marinen Lebensverhältnisse unterscheiden sich ?*G. tridorsatus* und *G. bidorsatus* demnach deutlich.

Der Messwert Windungshöhe „hn“ – Tafel I c/d

Das Maß zwischen Marginalrand und Naht ist ein wichtiges Gehäusemerkmal für das artspezifische Gehäusewachstum. Die Diagramme (Tafel I c/d) vermitteln mit dem direkten Vergleich der Mittelwerte beider Arten ein Bild vom Verlauf der ontogenetischen und phylogenetischen Entwicklung.

In der unteren Zeitebene „**U**“ ist das Anpassungsverhalten beider Arten faktisch identisch. Beim Übergang von der Größenklasse „**C**“ zur Größenklasse „**D**“ deutet sich erstmals ein ontogenetisch fundamentaler Trend an.

In der Zeitebene „**M**“ unterscheidet sich das Anpassungsverhalten der Arten in diesen Größenklassen deutlich.

Der Messwert Windungsbreite „bv“ – Tafel I e/f

Neben der Windungshöhe ist das Maß für die Windungsbreite der zweite wichtige Indikator des Gehäusebaus während der Individualentwicklung. Als üblicher Messwert wurde bislang die maximale Windungsbreite „**bm**“ verwendet. Die verschiedenen im Verlaufe der Diagenese wirkenden Prozesse (Zementation, Kompaktion, Deformation) beeinflussen die Größe der Messfehler. Da die Breite der Ventralseite durch Deformierung weniger beeinträchtigt erscheint, wurde der Messwert „**bv**“ als vergleichbares Maß zur Gehäusebreite eingeführt. Die Diagramme (Tafel I e/f) vermitteln ein vergleichendes Bild von den ontogenetischen Veränderungen der zwei Arten.

Im unteren Zeitabschnitt „**U**“ (Tafel I e) nimmt übereinstimmend die Breite der Ventralseite vom Gehäusegrößen-Bereich „**C**“ zum Gehäusegrößen-Bereich „**D**“ bei beiden Arten auffallend zu. Dabei unterscheiden sich *G. bidorsatus* und ?*G. tridorsatus* durch Umkehr des Verhältnisses der Messwerte.

Die Stabilisierung (Tafel I f) des durchgehenden arithmetischen Mittels der Ventralbreiten-Zunahme beider Arten bis zur Größenklasse „**F**“ erfolgt in dem Zeitabschnitt „**M**“ der *compressus*-Zone in dem auch die Speziation der Biospezies *Ceratites nodosus* abgeschlossen war (Rein 2007).

In beiden Zeitabschnitten (Tafel I e/f) erscheint das ontogenetische Verhaltensmuster von ?*G. tridorsatus* und *G. bidorsatus* identisch.

Der Messwert Windungsbreite „bm“ – Tafel I g/h

Die Diagramme beider Arten vermitteln mit den Werten der ontogenetischen Zunahme der Gehäusebreite „**bm**“ beim Vergleich mit den Werten der Ventralseitenbreite „**bv**“ erwartungsgemäß ein analoges Verhaltensmuster.

Auffallend ist wiederum der im unteren Zeitabschnitt (Tafel I g) deutliche Trend-Wechsel bei der Breitenzunahme vom Gehäusegrößen-Bereich „**C**“ nach „**D**“, und anschließend das annähernde Verharren auf dem Niveau des Größenbereiches „**E**“.

Mit Ausnahme der Größenklasse „**D**“ erscheint im Zeitabschnitt „**M**“ der ontogenetische Trend einer kontinuierlichen Gehäusebreitenzunahme stabilisiert.

Identität und Größe der Werte „**bm**“ und „**bv**“ zeigen, dass es zwischen ?*G. tridorsatus* und *G. bidorsatus* bei der Wachstumsstrategie keine deutlich sichtbaren Unterschiede gibt.

Messwerte „bv“ im Verteilungsmodus – Tafel I i/j

Erscheint die Entwicklung der Mittelwerte in den Diagrammen scheinbar kontinuierlich, so wird am Beispiel der Messwertverteilung „**bv**“ die übergroße Variabilität der Breite der Ventralseite deutlich. Um eine größere Anzahl der Daten zu erlangen, wurden die Messwerte der Gehäusegrößen „**D**“ und „**E**“ der Zeitzonen „**U**“ und „**M**“ jeweils zusammengefasst. In den Diagrammen erscheinen sowohl die Werte von ?*G. tridorsatus* als auch von *G. bidorsatus* nicht normalverteilt und chaotisch. Allerdings deutet sich ab dem Wert 90 mm jeweils eine zweite Spitze der Verteilung an.

3.5 Gehäuse-Parameter – Tafel II

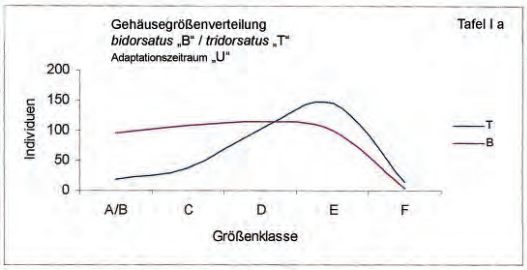
Die Diagrammvergleiche beziehen sich auf die Gehäuseparameter der Gehäuse-Messwerte des Durchmessers „**D1**“. Die Variabilität wird durch die Einbeziehung der Abweichungen vom arithmetischen Mittel sichtbar. Die extrem große Variationsbreite der Gehäusemorphologie ist nicht das Ergebnis fehlerhafter Messwerte, sondern ein Beleg für die Dimension der erfolgreichen evolutionären Anpassung (Adaptation) in der Zeit.

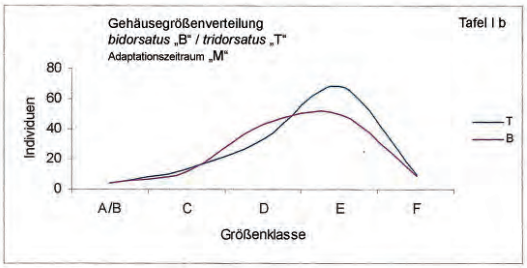
Das koordinierte Zusammenwirken beim Wachstum der Ventralseitenbreite und der Lateralseitenhöhe wird mit dem Querschnittswert „**Qv**“ dargestellt. Zusätzlich ist er ein Vergleichswert zum Gehäusequerschnitt „**Qm**“.

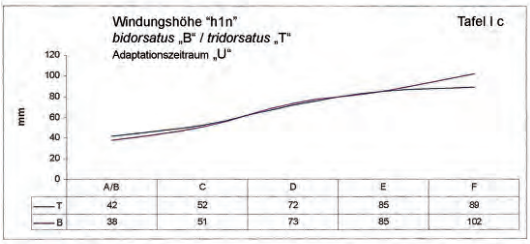
Im Adaptationszeitraum „**U**“ (Tafel II a/b) ist das arithmetische Mittel von „**Qv**“ der beiden Arten trotz der extremen Variationsbreite mit dem Wert 102 noch identisch, ihr artspezifisch physiologisches Anpassungsverhalten jedoch deutlich verschieden. So variiert in den mittleren Ontogeniestufen von „**C**“ bis „**E**“ der Querschnittswert von ?*G. tridorsatus* besonders stark, während bei *G. bidorsatus* das variable Anpassungsverhalten in allen Größenklassen durchgängig beibehalten wird.

Im Adaptationszeitraum „**M**“ (Tafel II c/d) differieren die Parameter-Mittelwerte „**Qv**“ der beiden Arten mit 104 zu 102 nur geringfügig. Ihre Strategie der weiteren evolutionären Anpassung an das marine Milieu ist jedoch grundverschieden. Bei ?*G. tridorsatus* erscheint die physiologische Adaptation an die ökologischen Bedingungen einigermaßen konsolidiert, während *G. bidorsatus* mit einem ungewöhnlichen ontogenetischen

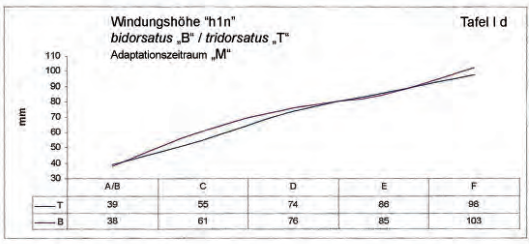
Tafel I



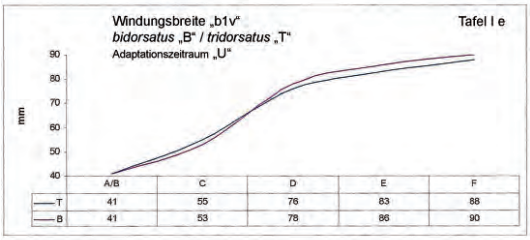




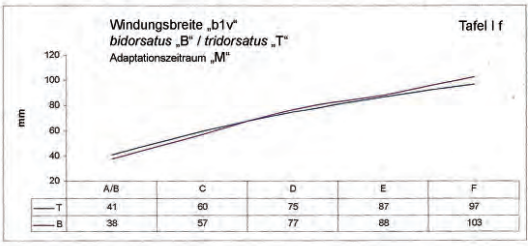
	A/B	C	D	E	F
T	42	52	72	85	89
B	38	51	73	85	102



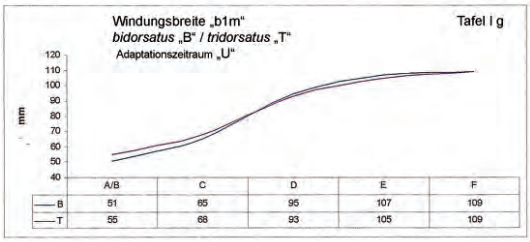
	A/B	C	D	E	F
T	39	55	74	86	98
B	38	61	76	85	103



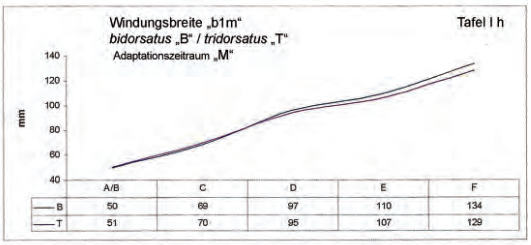
	A/B	C	D	E	F
T	41	55	76	83	88
B	41	53	78	86	90



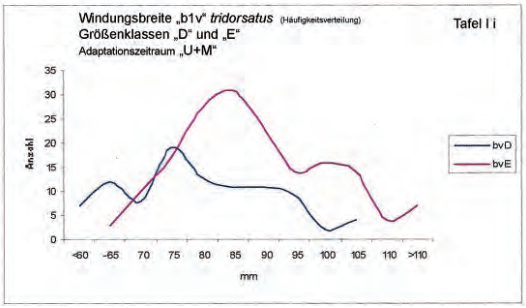
	A/B	C	D	E	F
T	41	60	75	87	97
B	38	57	77	88	103

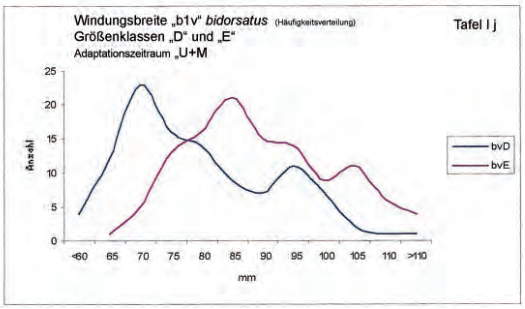


	A/B	C	D	E	F
B	51	65	95	107	109
T	55	68	93	105	109



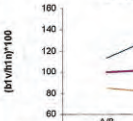
	A/B	C	D	E	F
B	50	69	97	110	134
T	51	70	95	107	129





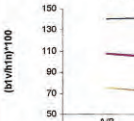
Tafel II

Gehäusequerschnitt „Q1v“ — Tafel II a
tridorsatus „T“ - Adaptationszeitraum „U“



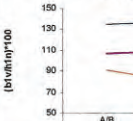
	A/B	C	D	E	F
max	114	148	153	152	124
mit	100	104	108	99	99
min	85	78	73	66	66

Gehäusequerschnitt „Q1v“ — Tafel II b
bidorsatus „T“ - Adaptationszeitraum „U“



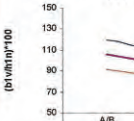
	A/B	C	D	E	F
max	141	143	149	148	127
mit	108	104	108	101	89
min	76	69	64	70	70

Gehäusequerschnitt „Q1v“ — Tafel II c
tridorsatus „T“ - Adaptationszeitraum „M“



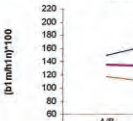
	A/B	C	D	E	F
max	135	137	134	141	136
mit	107	109	100	103	100
min	91	77	67	73	82

Gehäusequerschnitt „Q1v“ — Tafel II d
bidorsatus „T“ - Adaptationszeitraum „M“



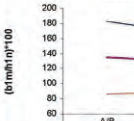
	A/B	C	D	E	F
max	120	107	136	143	139
mit	106	94	101	102	108
min	92	80	72	71	74

Gehäusequerschnitt „Q1m“ — Tafel II e
tridorsatus „T“ - Adaptationszeitraum „U“



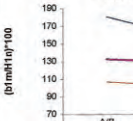
	A/B	C	D	E	F
max	150	180	200	194	169
mit	135	132	131	125	131
min	117	100	87	91	102

Gehäusequerschnitt „Q1m“ — Tafel II f
bidorsatus „T“ - Adaptationszeitraum „U“



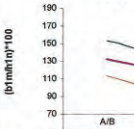
	A/B	C	D	E	F
max	183	168	192	179	151
mit	135	129	130	128	113
min	86	90	92	90	87

Gehäusequerschnitt „Q1m“ — Tafel II g
tridorsatus „T“ - Adaptationszeitraum „M“



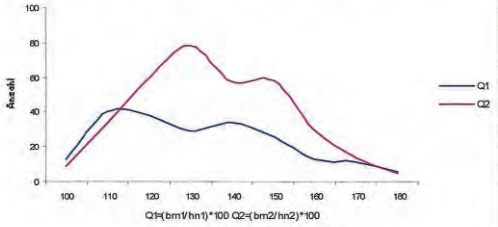
	A/B	C	D	E	F
max	181	158	164	167	159
mit	133	130	132	128	129
min	107	102	95	90	108

Gehäusequerschnitt „Q1m“ — Tafel II h
bidorsatus „T“ - Adaptationszeitraum „M“

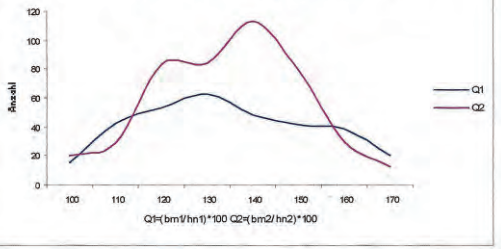


	A/B	C	D	E	F
max	154	131	158	167	183
mit	133	115	128	129	136
min	114	87	103	91	87

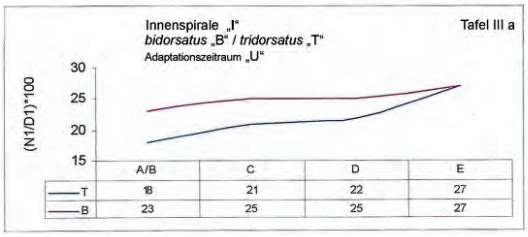
Gehäusequerschnitt gesamt„Q1m“ und „Q2m“ — Tafel II i
tridorsatus - Adaptationszeitraum „U+M“ (Häufigkeitsverteilung)



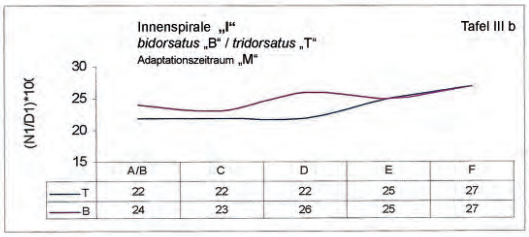
Gehäusequerschnitt gesamt„Q1m“ und „Q2m“ — Tafel II j
bidorsatus - Adaptationszeitraum „U+M“ (Häufigkeitsverteilung)



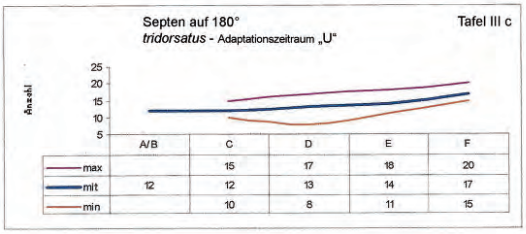
Tafel III



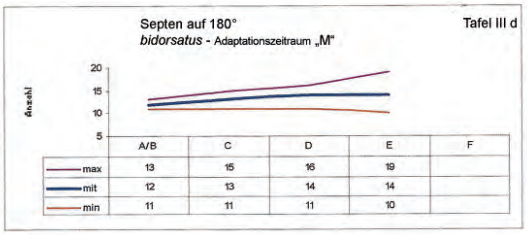
	A/B	C	D	E
T	18	21	22	27
B	23	25	25	27



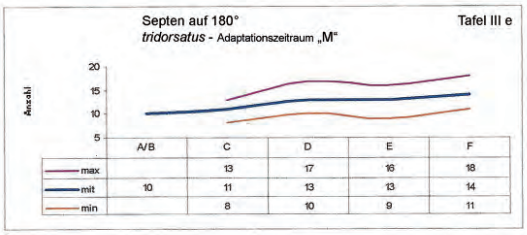
	A/B	C	D	E	F
T	22	22	22	25	27
B	24	23	26	25	27



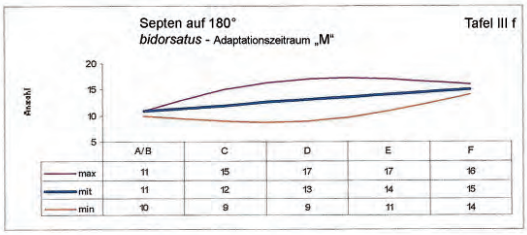
	A/B	C	D	E	F
max		15	17	18	20
mit	12	12	13	14	17
min		10	8	11	15



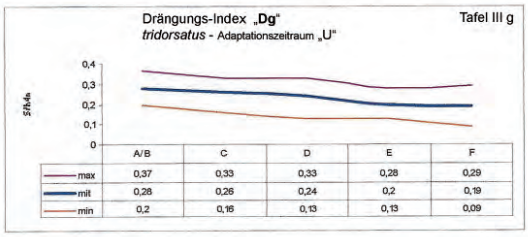
	A/B	C	D	E	F
max	13	15	16	19	
mit	12	13	14	14	
min	11	11	11	10	



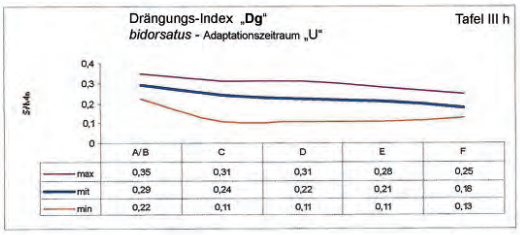
	A/B	C	D	E	F
max		13	17	16	18
mit	10	11	13	13	14
min		8	10	9	11



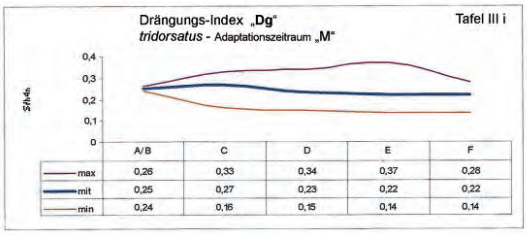
	A/B	C	D	E	F
max	11	15	17	17	16
mit	11	12	13	14	15
min	10	9	9	11	14



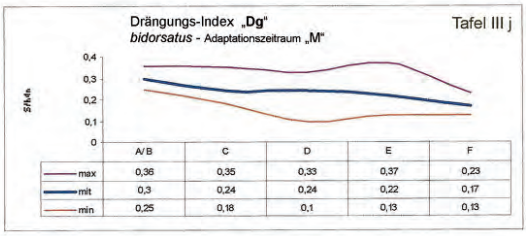
	A/B	C	D	E	F
max	0,37	0,33	0,33	0,28	0,29
mit	0,28	0,26	0,24	0,2	0,19
min	0,2	0,16	0,13	0,13	0,09



	A/B	C	D	E	F
max	0,35	0,31	0,31	0,28	0,25
mit	0,29	0,24	0,22	0,21	0,18
min	0,22	0,11	0,11	0,11	0,13



	A/B	C	D	E	F
max	0,26	0,33	0,34	0,37	0,28
mit	0,25	0,27	0,23	0,22	0,22
min	0,24	0,16	0,15	0,14	0,14



	A/B	C	D	E	F
max	0,36	0,35	0,33	0,37	0,23
mit	0,3	0,24	0,24	0,22	0,17
min	0,25	0,18	0,1	0,13	0,13

Verhaltensmuster zwischen Größenklassen „**AB**“–„**D**“ auffällt. Dem frühen Ontogenieabschnitt „**AB–C**“ mit geringer Variationsbreite folgt in den Größenklassen danach eine maximale Abweichung vom arithmetischen Mittel.

Die Parameterwerte für den Gehäusequerschnitt „**Qm**“ (Tafel II e/h) verhalten sich annähernd analog zu den Vergleichswerten „**Qv**“ (Tafel II a/d).
Das arithmetische Mittel des Querschnittswertes „**Qm**“ (Tafel II e/f) aller Größenklassen von ?*G. tridorsatus* beträgt im Adaptationszeitraum „**U**“ 131 und das von *G. bidorsatus* 127. Allgemein tendiert also ?*G. tridorsatus* zu einem kompakteren Gehäusebau. Unterschiedlich ist auch ihr physiologisches Anpassungsverhalten. So erreicht ?*G. tridorsatus* in der mittleren Ontogenie-Stufe „**D**“ mit 113 Punkten die maximale Variationsbreite sowie Gehäuse mit dem größten Querschnittswert 200. Im Unterschied dazu wechseln die Variationsbreiten von *G. bidorsatus* zwischen den Größenklassen.
Im Adaptationszeitraum „**M**“ (Tafel II g/h) verringert sich zwischen den Arten die Differenz der Mittelwerte des Gehäusequerschnitts „**Qm**“ auf zwei Punkte. Die Variationsbreite erscheint allgemein verringert. Sie kann als Zeichen für den Beginn eines erfolgreichen Anpassungsverhaltens der Individuen gedeutet werden. Auch hierbei unterscheiden sich die beiden Arten wieder grundsätzlich.
So scheint ?*G. tridorsatus* mit der gleichmäßig über alle Ontogeniestufen verringerten Variationsbreite und dem mittleren Gehäusequerschnittswert von 130 die optimale Gehäuseform gefunden zu haben. Bei *G. bidorsatus* sieht das etwas anders aus. Auffällig bleibt einmal mehr das Verhalten der Individuen der Größenklasse „**C**“, denn bis zu dieser Ontogeniestufe verläuft die evolutive Entwicklung des Gehäusequerschnitts bei geringer Variationsbreite wechselhaft. Danach vergrößert sie sich bis Größenklasse „**F**“ nochmals auf eine maximale Variationsbreite. Das Anpassungsverhalten auf der Suche nach einem optimalen Gehäusequerschnitt erscheint nicht abgeschlossen.

Gesamt Qm1: Qm2 im Verteilungsmodus – Tafel II i/j

Für die vergleichende graphische Darstellung der Querschnitts-Parameter „**Qm1**“ und „**Qm2**“ der Troistedter Belege wurde der Verteilungs-Modus gewählt. Die Gehäusequerschnitts-Werte von ?*G. tridorsatus* und von *G. bidorsatus* erscheinen mit zwei angedeuteten Spitzen nicht normalverteilt. Ein analoges Verteilungsmuster zeigten bereits die Messwerte der Ventralseitenbreite „**bv**“ (Tafel I i/j**)**. In den Populationen der beiden fossilen Arten existierten demnach prozentual unterschiedlich aufgeteilt „**dickere**“ und „**schlankere**“ Individuen. Bei den rezenten Nautiliden werden mit diesen morphologischen Unterschieden männliche und weibliche Individuen unterschieden. Ein Übertrag dieses Verteilungsmusters auf ?*G. tridorsatus* und *G. bidorsatus* könnte die Ursache für die Entstehung der übergroßen Variationsbreiten erklären. Der Wertebereich würde jeweils halbiert und die teilweise unterschiedlichen Verläufe der Minima und Maxima in den Diagrammen der Tafel II a–h begründen. Somit wäre eine Trennung der Geschlechter beider Arten mit dem Kurvenverlauf im Verteilungsmodus (Tafel II i/j) beim Querschnittswert 130 hypothetisch denkbar.

Die Innenspirale „I“ = (N1 / D1)*100

Mit dem Gehäusewachstum vergrößert sich auch die Innenspirale (=Nabelweite). Die ontogenetische Größenentwicklung der Innenspirale der zwei Arten unterscheidet sich im Adaptationszeitraum „**U**“ noch eindeutig (Tafel III a). Bis zur Größenklasse „**D**“ liegen die Parameterwerte der von ?*G. tridorsatus* gebildeten Nabelregion unter denen von *G. bidorsatus*. Allerdings handelt es sich bei diesen Messwerten um Mittelwerte einer großen Variationsbreite.
Obwohl durch die unterschiedliche vom Umbilikalrand zur Naht einfallende Nabelwand die Nabelweite von *G. bidorsatus* subjektiv größer wirkt, ist im Adaptationszeitraum „**M**“ mit Ausnahme der Grkl „**C**“ die Größe der Innenspirale beider Arten faktisch identisch.

3.6 Phragmokon-Messwerte – Tafel III c–h

Anzahl der Septen – Ausgehend vom Mittelwert nimmt die Anzahl der Septen kontinuierlich mit der Gehäusegröße zu (Tafel III c/d). Die sehr große Variationsbreite der Werte macht jedoch deutlich, dass der Kammereinbau beim Gehäusewachstum nicht „genormt“ ist und sich *G. bidorsatus* und ?*G. tridorsatus* in beiden Zeitzonen verschieden verhalten.

Septen-Drängung – Der Mittelwert für den Drängungsindex S/h4n verringert sich mit wachsender Gehäusegröße (Tafel III e–h), der Abstand der letzten drei Septen zueinander wird kleiner. Damit wäre Septendrängung als Indiz für erlangte Geschlechtsreife bei maximaler Gehäusegröße bestätigt.
Dem widerspricht jedoch die große Abweichung von den Mittelwerten, denn bereits Individuen der Größenklasse „**AB**“ können einen kleineren Drängungsindex als Individuen der Größenklasse „**E/F**“ haben.
Zusätzlich ist im Adaptations-Zeitraum „**M**“ von beiden Arten noch ein unterschiedliches physiologisches Anpassungsverhalten zu erkennen.

3.7 Korrelation des Anpassungsverhaltens der beiden Arten an das marine Milieu der Meißner-Formation

In der quantitativen Darstellung wird die unterschiedliche Anpassung der beiden Arten in der Zeit graphisch eindrucksvoll vermittelt (vgl. Abb. 6). Auffallend ist die wechselnde Dominanz von *G. bidorsatus* in der *flexuosus*-Zone und von ?*G. tridorsatus* in der *sequens/pulcher*-Zone sowie die danach zahlenmäßig deutliche Reduzierung der Individuen. In diesem Zusammenhang könnte die Beschränkung der Funde mit Schalenerhaltung auf die *sequens/pulcher*-Zone als ein Indiz für wechselnden Chemismus gesehen werden.

3.8 Fazit

Alle Messwerte und Gehäuseparameter sind nicht normalverteilt. Die reale Dimension der Variabilität der Werteverteilung ist außergewöhnlich. Das arithmetische Mittel dient lediglich als Richtwert. Deutlich verschiedene physiologisch/ontogenetische Wesensmerkmale der Arten sind phylogenetisch beim Adaptationsverhalten als Trend erkennbar. Eine Besonderheit ist das durchgängig auffällige Wachstumsverhalten der Individuen im Bereich der Ontogeniestufe „**C**“.
Die extrem große Variabilität macht deutlich, dass mit Parameterwerten der Steinkerne eine Artdiagnose nicht möglich ist. Gleiches gilt für den Informationsgehalt des Phragmokons. Der Einbau der Septen beim Gehäusewachstum erscheint abhängig vom subjektiven Befinden des Individuums. Weder Gehäusegröße, die Anzahl der Kammern noch die Septendrängung sind demnach ein Indiz für Geschlechtsreife.

4. Vergleich mit dem Anpassungsverhalten von *G. bidorsatus* an brackisches Milieu der Warburg- und Erfurt-Formation – Tafel IV

In den Diagrammen wird beim Vergleich der Individuen der Warburg-Formation mit dem Troistedter Belegmaterial der Meißner-Formation die durchgängig zu verfolgende Phylogenese von *Germanonautilus bidorsatus* als eine Biospezies sichtbar. Die graphische Darstellung der Gehäusegrößenverteilung (Tafel IV a) widerspiegelt ein heterochron evolutives Anpassungsverhalten der Population an die Milieuwechsel in der Zeit. Wegen fehlender fossiler Belege der Immigranten bleibt ihre Adaptation an das Flachwassermilieu der Trochitenkalk-Formation leider unbekannt. In diesem Zeitraum entsteht jedoch aus der eingewanderten Stammart die Art *Germanonautilus bidorsatus*. Weil ein Vergleich fehlt, kann deshalb ihre beim Übergang vom Flachwasser zum marinen Milieu „**U**“ gleichmäßige Gehäusegrößenverteilung von 5 cm bis 25 cm („**B–E**“) nicht exakt begründet gedeutet werden. Ein Trend zu einer kontinuierlichen Größenzunahme ist nicht erkennbar. Erst im Zeitabschnitt „**M**“ wird die Fixierung auf optimale Gehäusegrößen zwischen 15 und 25 cm **(D/E**) als endgültig stabilisierte physiologische Anpassung an das marine Ökosystem sichtbar.
Beim folgenden bedeutsamen Milieuwechsel von den marinen zu brackischen Lebensbedingungen (**Pr**) ändert sich an allen Mess- und Parameterwerten das Adaptationsverhalten erneut.

- Die Gehäusegrößen-Verteilung (Tafel IV a) erscheint wiederum ausgeglichen, allerdings erreichen erstmals wenige Individuen maximale Gehäuse Größen >30 cm. Im folgenden Zeitraum „**O**“ stabilisiert sich bis zur Erfurt-Formation dieser Trend (Rein 2015) einer annähernd gleichmäßigen Größenverteilung zwischen 10 cm und 30 cm.
- Beim Diagramm-Vergleich (Tafel IV b–d) wird die grundsätzlich ontogenetisch basierte Änderung des Gehäusebauplans beim Milieuwechsel sichtbar. Die Messwerte der Größenklassen „**AB**“ bis „**D**“ liegen unter den Durchschnittswerten der Zeiträume „**U/M**“ und in Umkehrung der Reaktionsweise die der Größenklassen „**E**“ bis „**G**“ darüber. Wobei sich wiederum die Werte zwischen den Zeiträumen „**Pr**“ und „**O**“ nochmals deutlich unterscheiden.

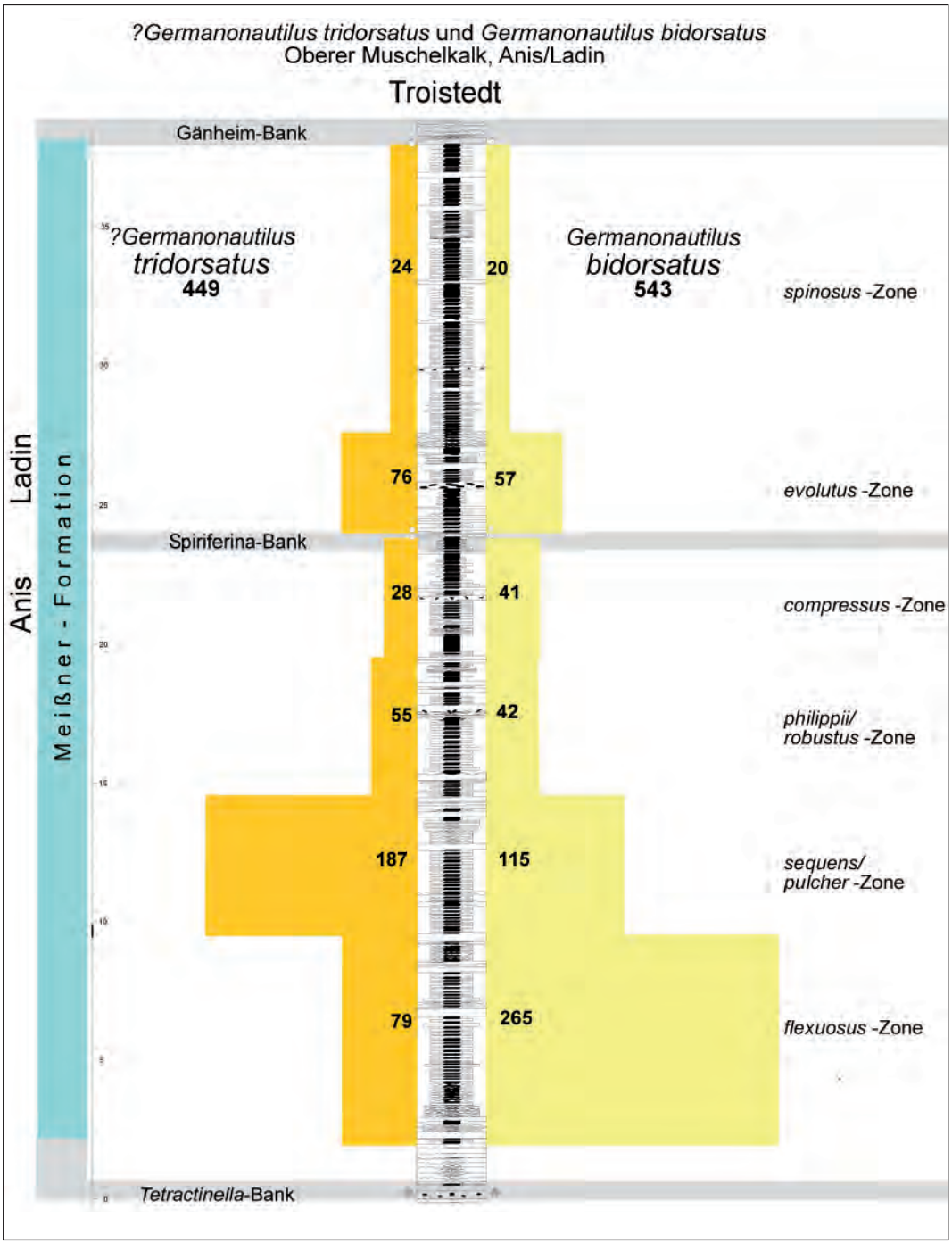
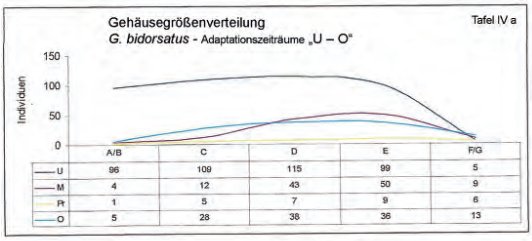
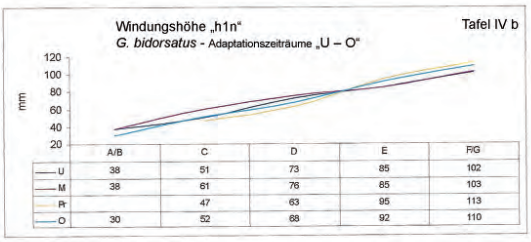


Abb. 6: In der vergleichenden Darstellung wird die unterschiedliche physiologische Anpassung der beiden Arten in der Zeit graphisch vermittelt. Auffallend ist die wechselnde Dominanz von *G. bidorsatus* in der *flexuosus*-Zone und von ?*G. tridorsatus* in der *sequens/pulcher*-Zone sowie die danach zahlenmäßig deutliche Reduzierung der Individuen. Die Beschränkung der Funde mit Schalenerhaltung auf die *sequens/pulcher*-Zone kann als ein Indiz für wechselnden Chemismus gesehen werden.

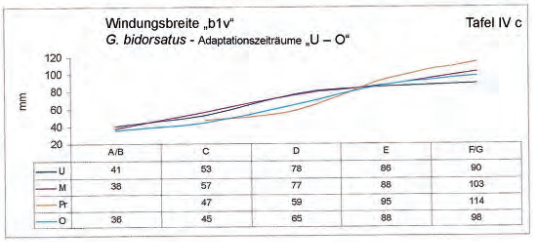
Tafel IV



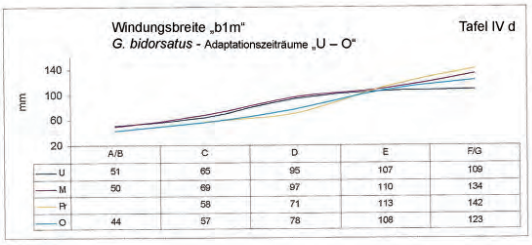
	A/B	C	D	E	F/G
U	96	109	115	99	5
M	4	12	43	50	9
Pr	1	5	7	9	6
O	5	28	38	36	13



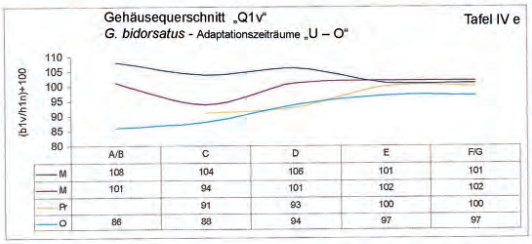
	A/B	C	D	E	F/G
U	38	51	73	85	102
M	38	61	76	85	103
Pr		47	63	95	113
O	30	52	68	92	110



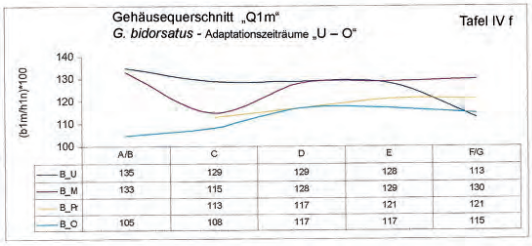
	A/B	C	D	E	F/G
U	41	53	78	86	90
M	38	57	77	88	103
Pr		47	59	95	114
O	36	45	65	88	98



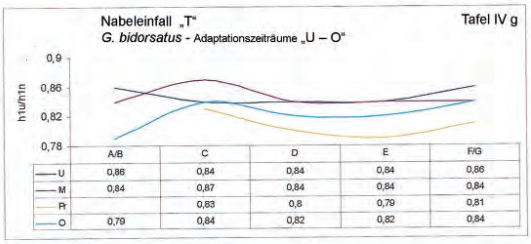
	A/B	C	D	E	F/G
U	51	65	95	107	109
M	50	69	97	110	134
Pr		58	71	113	142
O	44	57	78	108	123



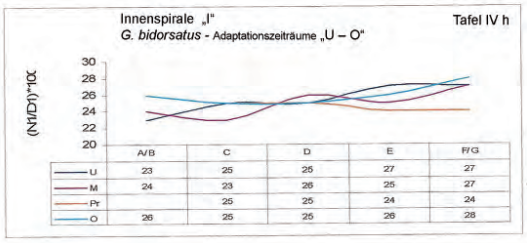
	A/B	C	D	E	F/G
M	108	104	106	101	101
M	101	94	101	102	102
Pr		91	93	100	100
O	86	88	94	97	97



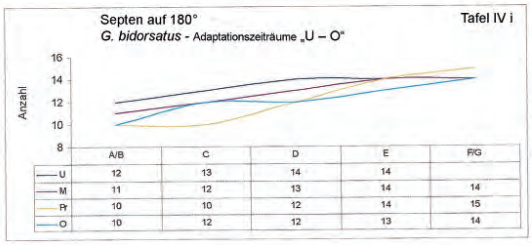
	A/B	C	D	E	F/G
B_U	135	129	129	128	113
B_M	133	115	128	129	130
B_Pr		113	117	121	121
B_O	105	108	117	117	115



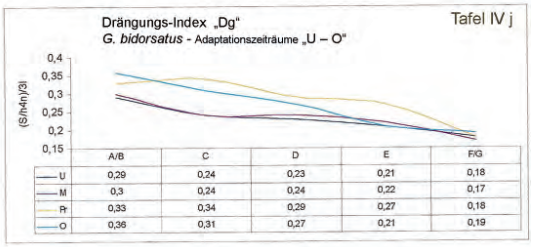
	A/B	C	D	E	F/G
U	0,86	0,84	0,84	0,84	0,86
M	0,84	0,87	0,84	0,84	0,84
Pr		0,83	0,8	0,79	0,81
O	0,79	0,84	0,82	0,82	0,84



	A/B	C	D	E	F/G
U	23	25	25	27	27
M	24	23	26	25	27
Pr		25	25	24	24
O	26	25	25	26	28



	A/B	C	D	E	F/G
U	12	13	14	14	
M	11	12	13	14	14
Pr	10	10	12	14	15
O	10	12	12	13	14



	A/B	C	D	E	F/G
U	0,29	0,24	0,23	0,21	0,18
M	0,3	0,24	0,24	0,22	0,17
Pr	0,33	0,34	0,29	0,27	0,18
O	0,36	0,31	0,27	0,21	0,19

- Analog zu den ontogenetisch basierten Änderungen des Gehäusebauplans beim Gehäusewachstum (Tafel IV b–d) verändern sich auch die Querschnitts-Parameter (Tafel IV e–f). Die Durchschnittswerte der großen Variationsbreite liegen deutlich unter denen der Zeiträume „**U/M**“. Dieser Trend vergrößert sich im Verlauf der Phylogenese vom Zeitraum „**Pr**“ nach „**O**“. Die Gehäuse werden immer schlanker.
- Der Wert für die Ausbildung der Nabelwand (Tafel IV g) wird bei der Diagenese (Kompaktion, Quetschung) des Steinkerns am meisten verfälscht. Trotzdem erscheint die Ausbildung der Größenklasse „**C**“ mit dem steiler werdenden Nabeleinfall wie eine ontogenetische Besonderheit der Gehäusemorphologie. Eine Folge der Anpassung ist der flachste Einfall der Nabelwand vom Umbilikalrand bis zur Naht („**Pr**“) der sich in „**O**“ nur gering verändert. Subjektiv entsteht dabei die Vorstellung einer größeren Nabelweite.
- Die Variationsbreite der Werte der Innenspirale ist wie beim Gehäusequerschnitt sehr groß. Die Durchschnittswerte nehmen mit der Gehäusegröße zu und liegen zwischen 23 und 28 (Tafel IV h). Dieser phylogenetische Trend bleibt auch in den Zeiträumen „**Pr**“ und „**O**“ unverändert.
- Im Unterschied zur genetisch basierten Morphologie des Gehäusebaus der Population widerspiegelt der Phragmokon die physiologische Reaktion der Individuen auf äußere Reize. Deshalb ist die Anzahl der eingebauten Septen ein wichtiger physiologischer Indikator (Tafel IV i). Im Diagramm ist das Anpassungsverhalten der Individuen auf Milieuwechsel jeweils anschaulich dargestellt.
- Deutlicher als mit den physiologisch basierten Drängungswerten (Tafel IV j) können die individuellen Anpassungsprobleme im Zeitabschnitt „**Pr**“ beim unmittelbaren Milieuwechsel nicht dokumentiert werden. Erst im Zeitraum „**O**“ normalisiert sich die ontogenetische Entwicklung in der Adaptationsphase ab Größenklasse „**E**“.
- Die Analyse der heterogenen Phragmokonwerte macht deutlich, dass der Kammereinbau kein Indikator für das Erreichen der Geschlechtsreife sein kann und auch keine Rückschlüsse auf eine hydrostatische Funktion zulässt.

5. Schalenreste auf Troistedter Nautilus-Steinkernen

5. 1 Schalenaufbau rezenter Mollusken

Die als Erste beim Gehäusewachstum an der Gehäusemündung ausgeschiedene Lage ist das **Periostracum**. Sie ist eine undurchsichtige hornartige organische Masse und besteht aus Conchin. Diese organische Substanz kann unterschiedlich farbig bis schwarz gefärbt sein und ist wasserunlöslich. Mit dieser Eigenschaft verhindert das Periostracum die Auslaugung der darunterliegenden Kalklagen durch die im umgebenden Wasser enthaltene Kohlensäure. Die vom Mundsaumepithel beim rhythmischen Gehäusewachstum ausgeschiedene Conchin-Lage bildet an der Schalenoberfläche die Anwachsstreifen.
Als zweite Lage folgt eine aus winzigen Kalzitkristallen bestehende als **Ostracum** bezeichnete Prismenschicht. Die dicht liegenden Kristalle werden jeweils durch dünne Lagen einer vorwiegend braunen organischen Substanz (Conchin?) zusammengekittet.
Mit der Bildung von Periostracum und Ostracum entstehen nach vorgegebener genetischer Matrize die skulpturellen Schalen-Merkmale. Dabei wirkt die kristalline Struktur des Ostracums stabilisierend.
Die auf das Ostracum folgende Perlmuttschicht ist das **Hypostracum**. Diese innere Schalenschicht besteht aus feinen Aragonitkriställchen. Auch diese Strukturen werden wie die Kristalle der Prismenschicht vollständig von einer hauchdünnen dem Conchin entsprechenden organischen Substanz überzogen und zusammengehalten. Das Hypostracum vergrößert die Stabilität und glättet die Schale nach innen aus.
Beim Schichtaufbau wird die enorme funktionelle Bedeutung des **Conchins** für die Schalenstruktur sichtbar.

5. 2 Diagenese fossiler Schalenreste

Mit der diagenetischen Besonderheit der Konservierung fossiler Schalenreste auf Nautilus-Steinkernen der *sequens/pulcher*-Zone erlangt der Fundort Troistedt eine überregionale Bedeutung. Im Unterschied zur Ersatzschalenbildung, bei der die Originalschale durch Kalzit ersetzt wird, erscheinen bei fossilen Schalenresten sowohl die organischen als auch die anorganischen Bestandteile durch diagenetische Prozesse verändert. Die ursprünglich organische Substanz in Form des va-

riabel farbig bis schwarz gefärbten Conchins dominiert das Gefüge der fossilen Schalenreste in unterschiedlichen Erhaltungs-Stadien. Bislang wurden Details dieser Schalenstrukturen noch nicht untersucht. Deshalb bezieht sich ihre empirische Beschreibung auf den bekannten Schalenaufbau rezenter Molluskengehäuse. Allerdings sind für die Rekonstruktion der ursprünglichen Gehäusemorphologie die Diagenese-Prozesse ohne Bedeutung, denn diese wird mit der spezifischen Ausbildung der Anwachsstreifung als genetisches Merkmal ermöglicht. Da sich jedoch die erhalten gebliebenen Schalenreste auf Nautilus-Steinkernen der *sequens/pulcher*-Zone konzentrieren, könnte eine mineralogisch/chemische Analyse zusätzlich einen Zusammenhang ihrer Entstehung mit dem Chemismus des Meerwassers dieser Zeitebene erschließen.

5. 3 Beschreibung der Diagenese-Stadien

Mit Hilfe der Anwachsstreifen auf Schalenresten von Nautilus-Steinkernen rekonstruierte Mundlos (1971) erstmals das Nautilusgehäuse mit Trichtermündung und deutete die Ausbildung dieser Mündungsform als Zeichen der erreichten Geschlechtsreife. Anwachsstreifen dokumentieren den iterativen Verlauf der Gehäuseform an der Gehäusemündung. Sie ermöglichen jedoch damit noch keinen Rückschluss auf reale Größe und Morphologie des ursprünglichen Nautilus-Gehäuses. Voraussetzung dafür ist der direkte ventrale Nachweis des Trichterbeginns, seiner vollständigen Ausbildung auf der Ventralseite und die mit Anwachslinien vom Marginalrand bis zur Naht dokumentierte Endgröße der Wohnkammer. Die Rekonstruktion dieser realen Gehäusemorphologie wird mit dem Troistedter Belegmaterial aus der *sequens/pulcher*-Zone möglich.

5. 3. 1 *Germanonautilus bidorsatus*

5.3.1.1 Die Schalenmorphologie der Gehäusemündung – Tafel V

Mit Anwachsstreifen auf Resten des Periostracums ist die spezifische Ausbildung der Trichtermündung von *Germanonautilus bidorsatus* auf dem Belegstück Abb. **a** (NME Nr. 13; 411; Grkl. „**E**“, „**h1n**“ = 86 mm, „**b1v**“ = 80 mm) original erhalten. Das Wachstumsverhalten wird mit einer zwischenzeitlich abgesenkten interimistischen Gehäusemündung exakt dokumentiert. Dabei wird die für *G. bidorsatus* charakteristische Trichterform plastisch sichtbar. Ausgehend von der median schmal gerundeten Basis verbreitert sich der Trichter beidseitig gleichmäßig und endet mit dem Erreichen des leicht nach außen gerundeten Marginalrandes. Im hinteren Teil ist nach Lösung der Schalenreste nur noch der Abdruck der vom Hypostracum geglätteten Gehäuseinnenwand auf der Steinkernoberfläche erhalten.
Dieses lediglich von Anwachsstreifen gebildete Gefüge der Abb. a entspricht der in Abb. **b** (NME Nr. 11; 017; Größenklasse „**E**“, „**h1n**“ = 94 mm, „**b1v**“ = 77 mm) mit original Schalenresten annähernd vollständig erhaltenen Form der Trichtermündung. Das Conchin des Ostracums und Hypostracums bildet mit Resten des Periostracums und anorganischen Bestandteilen eine spröde Schalenlage. Sie wird offenbar nur von dem ursprünglich organischen Material zusammengehalten. Entsprechend der letzten Anwachsstreifen markiert diese Lage die Schalengrenze der Trichtermündung.
Anwachsstreifen, die den Mündungsverlauf von der Ventralseite über den Marginalrand auf die Lateralseite widerspiegeln, sind selten. Mit den Original-Schalenresten auf Abb. **c** (= Abb. **a**) kann das mit den beim Wachstum jeweils an den interimistischen Gehäusemündungen gebildeten Anwachsstreifen nachvollzogen werden. Diese verlaufen von der Ventralseite im rechten Bogen über den Marginalrand lateral annähernd senkrecht zum Umbilikalrand und weiter bis zur Naht im Nabelgrund Abb. **d** (vgl. Abb **3a**, NME Nr. 13; 394, Größenklasse „**E**“, **N1** = 53 mm). Umbilikal kann die Schale gerundet, kantig oder als Wulst ausgebildet sein. Die kalzitische Naht entsteht beim Wachstum der lateralen Schale durch „Verschweißen“ mit der darunterliegenden Gehäusewand.

Fazit: Mit den Abb. **a–d** der Tafel V wird mit Hilfe der Anwachsstreifen des originalen Periostracums die Ausbildung der natürlichen Gehäuse-Mündung des *G. bidorsatus* dokumentiert.

5.3.1.2 Rekonstruktion der natürlichen Wohnkammerlänge – Tafel VI

Zur vollständigen Rekonstruktion des natürlichen Gehäusebaues gehören neben der Morphologie der Gehäusemündung noch Messwerte zur Berechnung der

realen Wohnkammergröße. Voraussetzung dafür sind Belege mit optimal ausgebildeten Trichtermündungen.

Das Belegstück Abb. Tafel VI **a** (NME Nr. 13; 411, vgl. Tafel V a) ist ein Wohnkammer-Rest mit den letzten Anwachsstreifen des Periostracums an der Basis der medianen Trichtermündung. Das Winkelmaß vom letzten Septum zur Nabelmitte und der ventralen medianen Trichterbasis von 115° fixiert einen ersten Messwert. Mit dem Verlauf der ausgezeichnet erhaltenen Anwachslinien kann von ihrer medianen Basis bis zum marginalen Übergang zusätzlich das Bogenmaß jeweils einer iterativen Trichtermündung ermittelt werden. Ein auf diese Weise ermittelter Messwert beträgt 30°.

Das Belegstück Abb. Tafel VI **b** (NME Nr. 13; 350; Größenklasse „**D**“, „**h1n**“ = 80 mm) ist ein median geschnittener Steinkern auf dem das Conchin des Ostracums und Hypostracums eine dünne Lage bildet. Als Epöken siedeln auf ihr *Placunopsis ostracina* und *Spirorbis valvata*. Die Conchinlage markiert auf der Ventralseite die Schalengrenzen zur Trichtermündung. Ausgehend vom letzten Septum zur Nabelmitte beträgt das Winkelmaß zum medianen Trichterbeginn wiederum 115°. Der unvollständig erhaltene Trichter endet marginal bei 135° und erstreckt sich über 20°. Die vom letzten Septum durch die Nabelmitte gezogene Verbindung endet an der Naht am Wohnkammerende bei 180°.

Das Belegstück Abb. **c** (NME Nr. 13; 1117; Größenklasse „**E**“, „**h1n**“ = 94 mm, „**b1v**“ = 77 mm) wird durchgängig von einer spröden Schalenlage aus dem Conchin des Ostracums und Hypostracums und Resten des Periostracums bedeckt. Auf ihr siedeln als Epöken *Spirorbis valvata*. Ventral markiert diese Lage die Schalengrenzen zur Trichtermündung exakt (vgl. Tafel V b). Das Winkelmaß vom letzten Septum bis zum medianen Trichterbeginn beträgt erneut 115°. Der Trichter erstreckt sich über 30° und endet bei 145° am leicht beschädigten Marginalrand. Die Wohnkammer endet bei 180°.

Fazit: Mit den vergleichbaren Messwerten von drei unterschiedlich erhaltenen Individuen kann die Position der trichterförmigen Öffnung auf der Ventralseite der Wohnkammer von *G. bidorsatus* mit Bogenmaßen näherungsweise definiert werden.

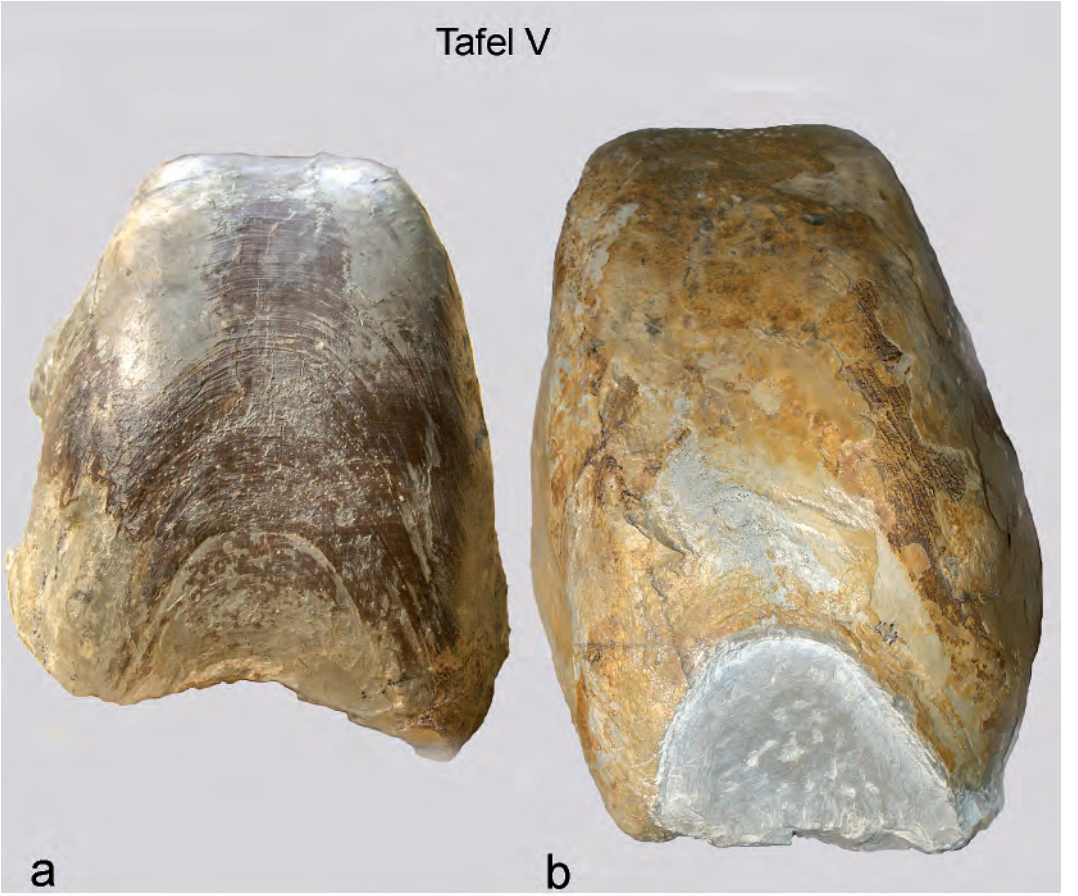
Die Trichteröffnung des Gehäuses beginnt median 115° nach dem letzten Septum und erstreckt sich ventral über ein Bogenmaß von etwa 30° zur marginalen Gehäusemündung. Die Größe der Wohnkammer beträgt annähernd 180°.

5.3.1.3 Die natürliche Gehäusemorphologie von *G. bidorsatus* - Tafel VII

Die Messwerte der Beispiele von Tafel VI a–c können mit dem Belegstück Tafel VII **a/b** (NME Nr.13; 1189; Größenklasse „**D**“, „**h1n**“ = 72 mm, „**b1v**“ = 63 mm) bestätigt werden. Das Conchin des Ostracums und Hypostracums bildet wiederum eine dünne Lage auf dem Steinkern und markiert am Trichter die Schalengrenzen.
Abb. **a** zeigt die Ventralseite mit dem einseitig vollständig erhaltenen Trichter. In Form von Anwachsstreifen sind am rechten vorderen Marginalrand Reste des Periostracums erhalten geblieben. Sie markieren die marginale Gehäusemündung. Am ursprünglich seitlich eingebetteten Belegstück wird die Problematik der Verfüllung der trichterförmigen Gehäusemündung sichtbar. Die hangende Gehäuseseite ist eingedrückt, jedoch glücklicherweise fast vollständig erhalten.

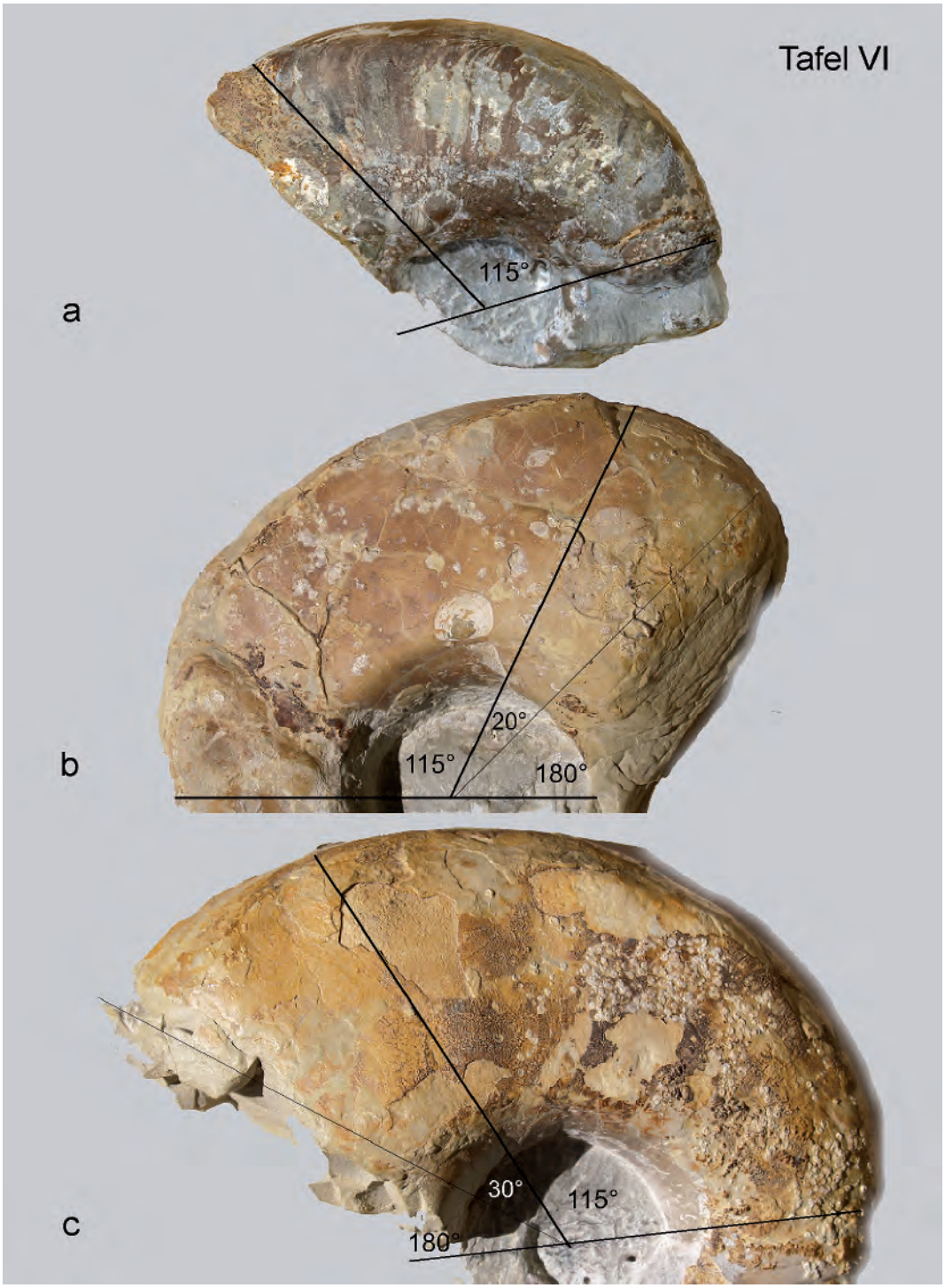
Abb. **b** ermöglicht die Abnahme aller für die Gehäuse-Rekonstruktion benötigten Messwerte. Der ventrale Trichterausschnitt beginnt median bei 115° und erstreckt sich über ein maximales Bogenmaß von 35° marginal bis 150°. Die Wohnkammerlänge von 180° bestätigt die vorhergehenden Messwerte.

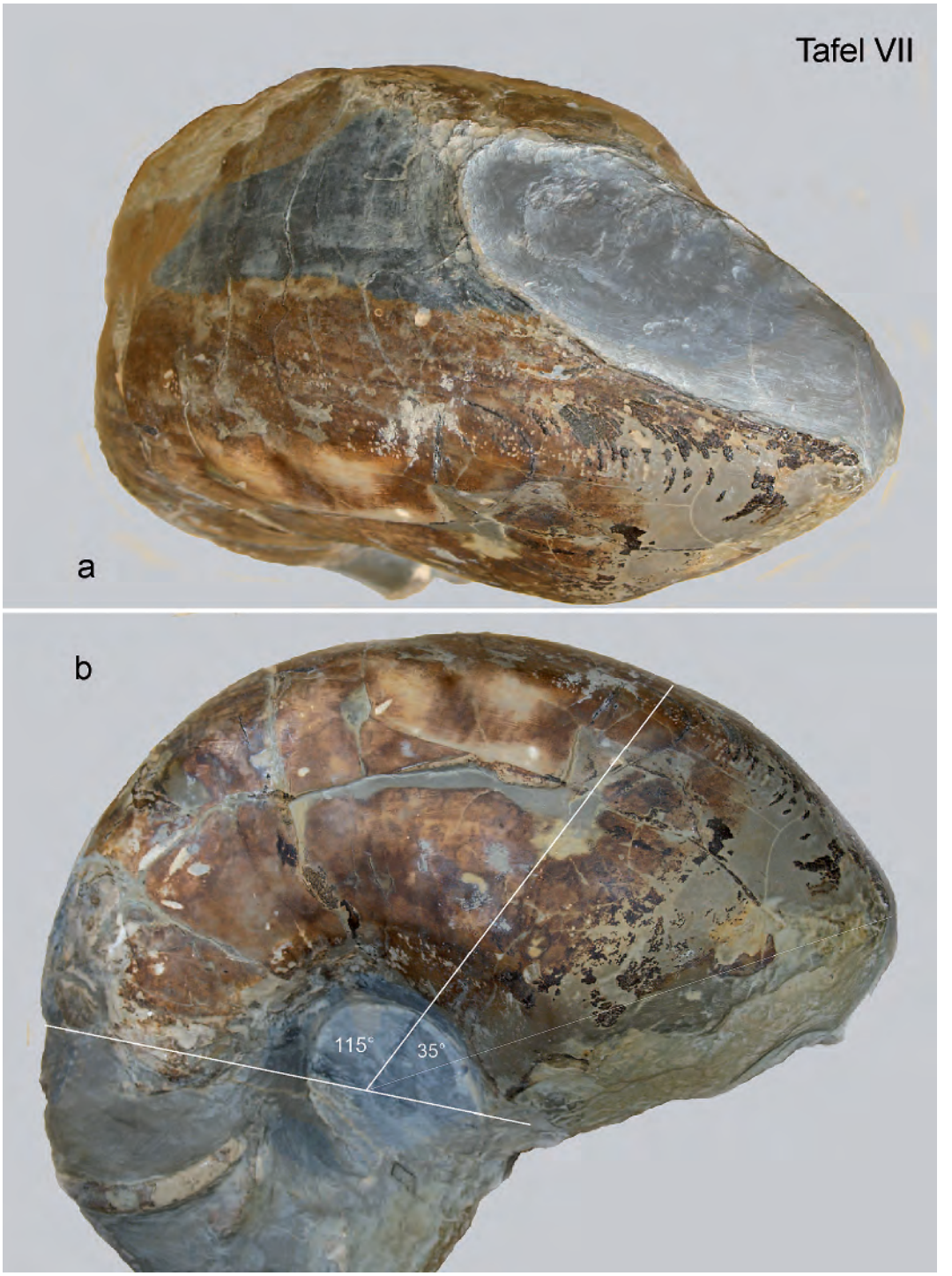
Fazit: Das Gehäuse von *Germanonautilus bidorsatus* hat eine Wohnkammerlänge von 180°. Ausgehend vom letzten Septum erstreckt sich auf der Ventralseite der Wohnkammer ab 115° über ein Bogenmaß von 30°–35° die an der Basis schmal gerundete Trichteröffnung marginal bis 150°.


Tafel V
a
b

c

d


Tafel VI
a
115°
b
20°
115°
180°
c
30°
115°
180°


Tafel VII
a
b
115°
35°

5. 3. 2 ?*Germanonautilus tridorsatus*

5.3.2.1 Die Schalenmorphologie der Ventralseite – Tafel VIII

Auf der Ventralseite von zwei Steinkernen sind dem originalen Conchin des **Periostracums** entsprechende dunkelbraun bis schwarze Reste der Originalschale erhalten geblieben. Die dicht stehenden weitgerundeten Anwachsstreifen auf den Schalenresten enden an der Basis der originalen Trichtermündung. Sie ermöglichen mit ihrer Form die Rekonstruktion des Trichterbaues und seine Position auf der Wohnkammer. Als Besonderheit der Ventralseite erweist sich die variable Ausbildung der parallel zum Marginalrand verlaufenden Anwachsstreifen.

Abb. **a; b** (NME Nr. 13; 1106; Größenklasse „**D**", „**h1n**" = 83 mm, „**b1v**" = 74 mm) ist ein Steinkern mit einem dem originalen Conchin des **Periostracums** entsprechenden Schalenrest. Die weitgerundeten Anwachsstreifen enden an der Basis der originalen Trichtermündung. Die an der Basis flachen Anwachsstrukturen entsprechen den jeweils iterativen Gehäusemündungen. Sie enden an der glatten, parallel zum Marginalrand beidseitig leicht eingesenkten glatten Steinkernoberfläche. Sie ist ein skulpturelles Merkmal und entstand nach vollständiger Lösung der Schale als Abdruck der ursprünglich vom **Hypostracum** geglätteten Gehäuseinnenseite. Deshalb sind Anwachsstreifen als Bildungen des Periostracums nie auf Steinkernoberflächen erhalten.

Abb. **c; d; e** (NME Nr. 13; 099; Größenklasse „**D**", „**h1n**" = 72 mm, „**b1v**" = 68 mm). Als Folge der seitlichen Einbettung ist die originale Trichtermündung halbseitig nur fragmentarisch überliefert. Umso besser ist die liegende Seite marginal und lateral bis zum Nabel erhalten. Im Bildausschnitt erscheinen die Anwachsstreifen an der Trichterbasis wiederum flach weitgerundet. Auf der rechten Seite enden die Anwachsstrukturen in einer schmalen erhabenen Conchin-Leiste. Auf dieser parallel zum Marginalrand verlaufenden Schalenleiste ist der direkte weitere Verlauf der Anwachsstreifung nicht eindeutig zu verfolgen. Die auf der Schalenoberfläche erhöhte Struktur ist auf der glatten Steinkernoberfläche nicht dokumentiert. Der Abstand der Trichtermündung zum letzten Septum und die auf der rechten Seite verlängerte Gehäusemündung ist für die spätere Berechnung der Gehäusegröße von Bedeutung (vgl. Tafel X b).

Abb. **f; g** (NME Nr. 13; 292; Größenklasse „**B**", „**h1n**" = 45 mm, „**b1v**" = 39 mm) ist ein Beleg mit Resten der Originalschale in limonitischer Erhaltung. Sowohl das Conchin des Periostracums als auch die anorganisch/organischen Bestandteile der Lagen des Ostracums und Hypostracums sind durch diagenetische Prozesse stark verändert und können in getrennte Lagen aufspalten (**g**). Die Konturen der Anwachslinien erscheinen nicht mehr scharf ausgeprägt. Markant ist die parallel zum Marginalrand verlaufende skulpturelle Bildung. Ein Zusammenhang zwischen dem Verlauf der Anwachsstreifen und der Entstehung der Rinne ist nicht eindeutig zu erkennen. Die gerundeten Anwachsstreifen münden in die rinnenförmige Vertiefung, folgen scheinbar dem Rinnengrund geradeaus und wechseln danach anscheinend im kurzen Bogen auf die Lateralseite.

Der Beleg Abb. **h** (NME Nr. 13; 379; Größenklasse „**D**", „**h1n**" = 75 mm) ist ein halbseitig erhaltener Medianschnitt aus der *compressus*-Zone. Mit Anwachsstrukturen in einer spezifischen Schalenerhaltung (Kalzit mit Conchin) ist die Entstehung der ventral/marginal abgesenkten Rinne besser zu rekonstruieren. Die Richtung der breit bogenförmigen Anwachslinien der iterativen ventralen Trichtermündung wird vor dem Erreichen des Marginalrandes überraschend umgelenkt. Die Anwachsstreifen laufen nun parallel zum Marginalrand dicht gedrängt nebeneinander. Dabei nimmt die Schalenstärke nach innen immer mehr zu und führt auf dem Steinkern zu einer rinnenförmigen Vertiefung. Aus diesem verstärkten Schalenbereich biegen die Anwachsstrukturen unmittelbar über den Marginalrand auf die Lateralseite. Diese symptomatische Erkenntnis vom Schalenbau erklärt auch die Entstehung der Wulst (Abb. **d**) auf der Schalenoberfläche. Sie dürfte die Norm gewesen sein. Da dabei die Schalenstärke nach außen gerichtet zunimmt, sind derartige Bildungen auf Steinkernen nicht überliefert.

5.3.2.2 Die morphologischen Besonderheiten der lateralen Schale – Tafel IX

Da nach Lösung der Schale nur der Abdruck der vom Hypostracum geglätteten Gehäuseinnenwand erhalten

ist, unterscheidet sich die Steinkernoberfläche von ?*G. tridorsatus* nicht von *G. bidorsatus*. Den enormen Unterschied der morphologischen Ausbildung der Originalschale beider Arten zeigen die Belege der Tafel IX. Mit den ungewöhnlich ausgebildeten Anwachsstrukturen wird eine andersartige Form der Gehäusemündung sichtbar. Obwohl die vorzügliche Erhaltung der Anwachsstreifung ein reales Bild von der Form der Gehäusemündung vermittelt, verhindert bei diesen Belegen der fehlende maßstäbliche Bezug auf die ventrale Trichterausbildung noch eine maßstäbliche Gehäusrekonstruktion.

Die Abb. **a** zeigt die Lateralseite des Beleges NME Nr. 13; 379 von Tafel VIII Abb. **h**. Von der Rinnenbildung auf der Ventralseite ausgehend, verläuft die Anwachsstreifung der iterativen Gehäusemündungen im rechten Winkel über den Marginalrand auf die Lateralseite**.** Hier wechselt sie überraschend kurzzeitig retrovers die Richtung, um danach erneut in einem weiten flach-bogenförmig geschwungenen Richtungswechsel bis zum wulstigen Umbilikalrand zu schwenken. Dabei kommt es lateral vereinzelt zu gebündelt verdickter Schalenbildung.

Diese ungewöhnlich erscheinende laterale Gehäusemündung wird mit dem identischen Verhalten der nahezu parallel zur Nabelkante wulstigen Schalenverdickungen der Belege der Abb. **b** (NME Nr. 13; 1107; Größenklasse „**D**“, „**h1n**“ = 79 mm, „**b1v**“ = 80 mm) und Abb. **c** (NME Nr. 13; 1108; Größenklasse „**D**“, „**h1n**“ = 78 mm) gefestigt.
Mit den diagenetischen Abbaustufen bis auf verbliebene Conchinreste des Hypostracums der limonitisch erhaltenen Originalschale der Abb. **d** (vgl. Tafel VIII Abb. f) und Abb. **e** (NME Nr. 13; 630; Größenklasse „**E**“, „**h1n**“ = 87 mm, „**b1v**“ = 78 mm) werden die Anwachsstreifen angedeutet, jedoch nicht mehr exakt überliefert. Dafür ist die rechte Trichterseite mit dem Bogenmaß 50° vollständig erhalten (vgl. Tafel XI b).

5.3.2.3 Schalenbau und Wohnkammerlänge – Tafel X

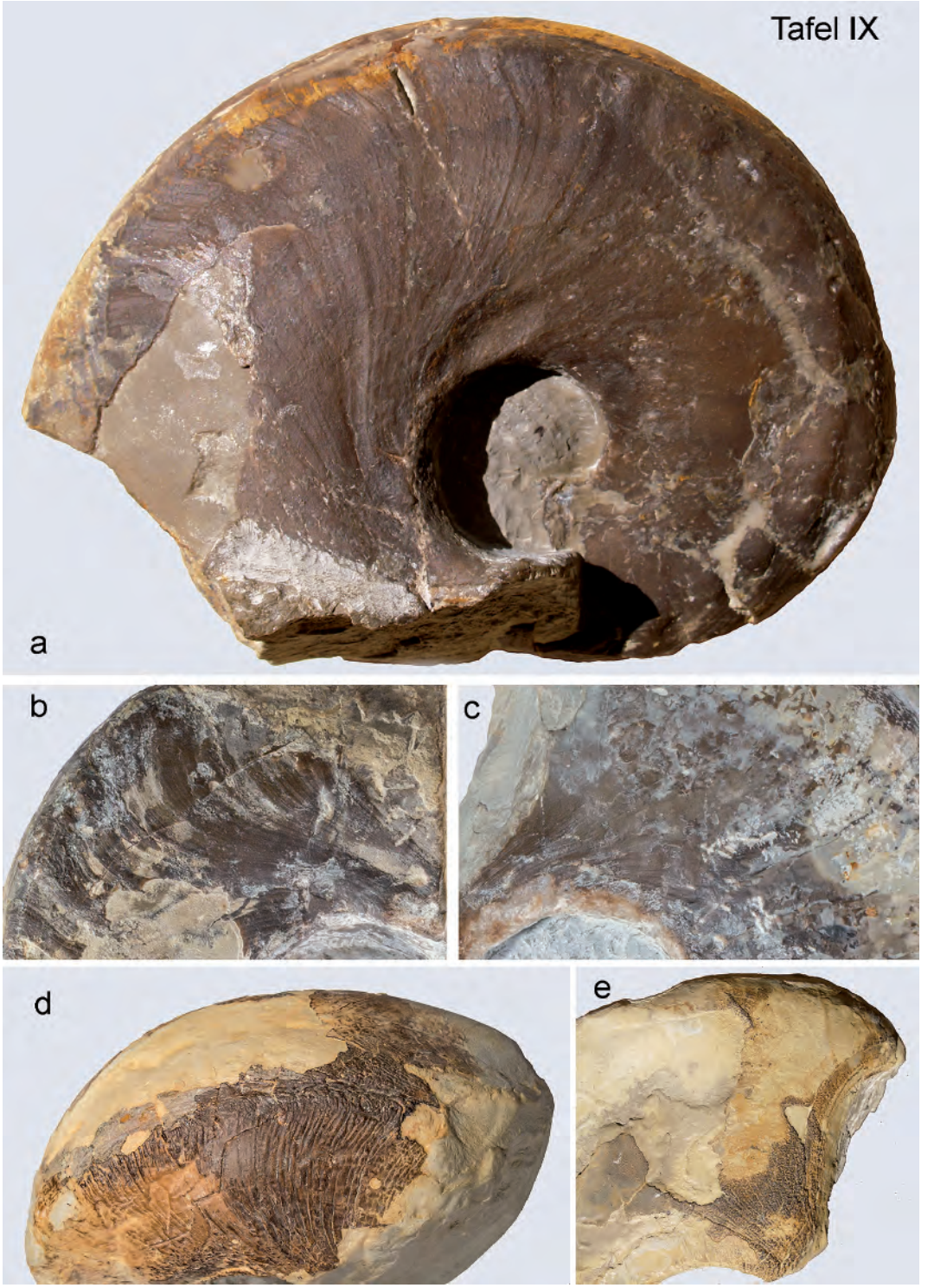
Die unterschiedliche Größe des Informationsverlustes auf der Steinkernoberfläche zeigt der Vergleich der Beispiele auf der Tafel X.

Eine Vorstellung vom ursprünglichen Schalenaufbau und der ursprünglichen Schalenstärke vermittelt der Beleg Abb. **a** (NME Nr. 13; 380; Größenklasse „**D**“, „**h1n**“ = 77 mm). An der vom Conchin dunkel gefärbten kalzitischen Restschale sind die 4 mm dikke Umbilikalwulst und Teile der gebündelt-wulstigen Schalenverdickungen entlang der einstigen iterativen flachgebogenen Gehäusemündungen zu erkennen. Der ventrale Trichter ist nicht erhalten. Von Bedeutung ist, dass die Anheftungsstrukturen der Naht auf der darunterliegenden Gehäusewand vollständig bis zur einstigen Mündung erhalten sind. Ausgehend vom letzten Septum kann somit auch ohne Bezug auf die ventralen Trichterstrukturen mit dem Bogenwert 235° das reale Ausmaß der Wohnkammer bestimmt werden.
Der Beleg Abb. **b** (NME Nr. 13; 099, vgl. Tafel VIII Abb. c) liefert mit dem Nachweis des 115° nach dem letzten Septum einsetzenden Trichters, der über 40° bis zur marginalen Gehäusemündung reichenden Trichteröffnung und dem im Nabel bis 235°verfüllten Steinkern die ungewöhnlichen Gehäusemesswerte der Spezies ?*G. tridorsatus*.

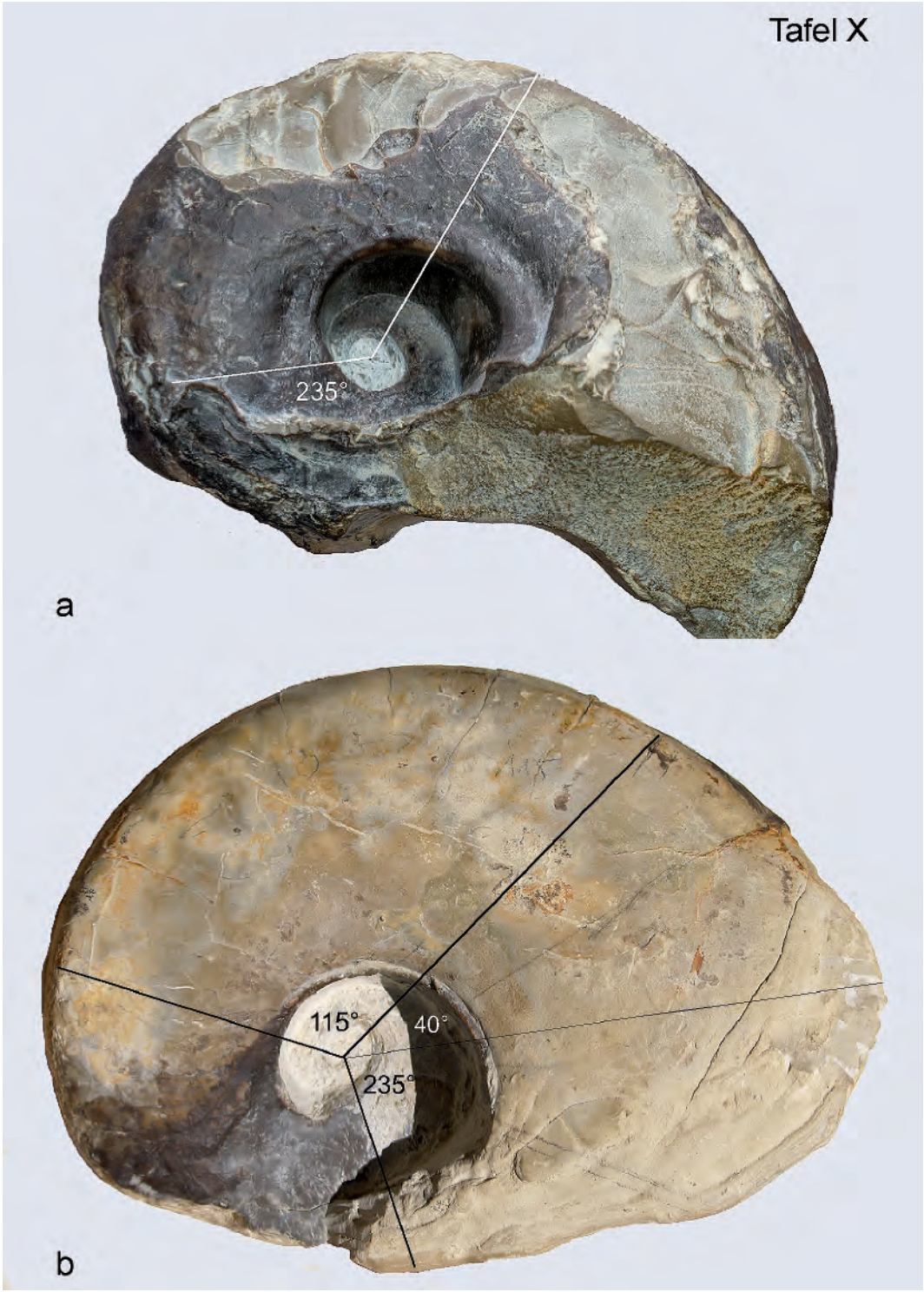
5.3.2.4 Gehäusemorphologie – Tafel XI

Das annähernd vollständige Belegstück Abb. **a;b** (NME Nr. 13; 1114; Größenklasse „**E**“, „**h1n**“ = 86 mm, „**b1v**“ = 100 mm) wurde fast vertikal eingebettet und infolgedessen umbilikal im vorderen Nabelabschnitt leicht verdrückt. Auf der Ventralseite (**b**) ist die an der Basis weitgerundete Trichtermündung körperlich erhalten. Parallel zum Marginalrand begrenzen beidseitig flach rinnenförmig vertiefte Skulpturelemente den Trichterrand. Sie entstanden wie von Tafel VIII beschrieben wahrscheinlich durch Lösung der zur Stabilisierung entlang der Trichtermündung verdickt ausgebildeten Schale.
Lateral (**b**) sind originale Schalenreste von der Gehäusemündung bis zur Gehäusemitte erhalten. Ein 1,5 cm großes fehlendes Bruchstück von der Spitze des Marginalrandes wurde nachträglich ergänzt und farblich dunkel markiert.
Das vom Phragmokon bis zur marginalen Gehäusespitze 23,2 cm große Gehäuse liefert folgende Bogenmaße: Trichteransatz beginnt bei 115°, die Trichtermündung endet bei 165°, die Trichterlänge beträgt 50° und die Länge der Wohnkammer 235°.

Tafel VIII


Tafel IX
a
b
c
d
e

Tafel X



Tafel XI
a
115°
50°
235°
b

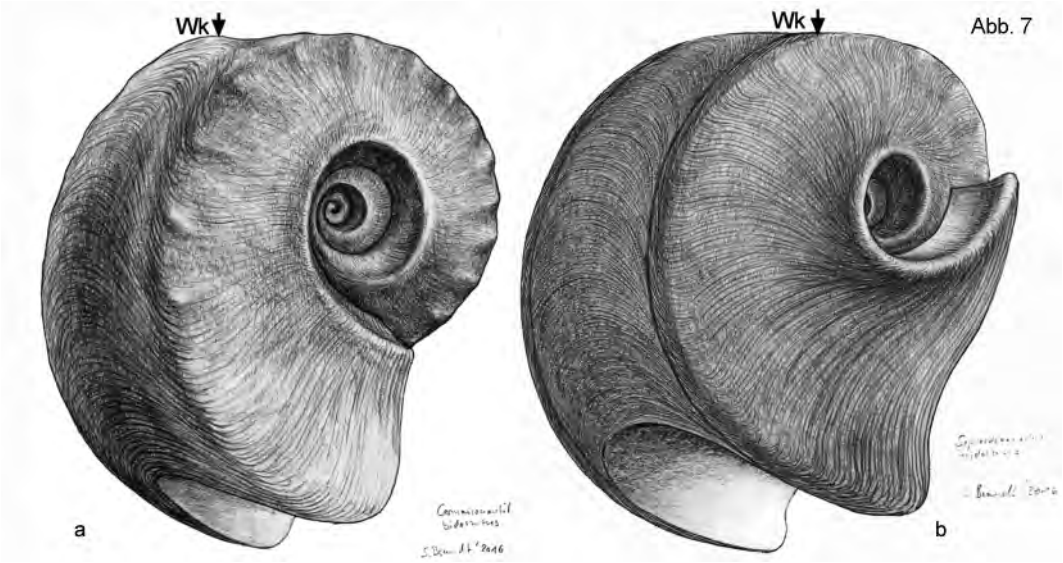


Abb. 7: Vergleich der Gehäusemorphologie in Schalenerhaltung, der gekammerte Phragmokon ist deshalb nicht sichtbar. Die Wohnkammer beider Arten beginnt ventral bei 115° vor dem medianen Trichterbeginn.
Bei *G. bidorsatus* (a) fällt die Nabelwand vom Umbilikalrand schräg zur Naht ein. Durch die Nabelmitte gemessen erstreckt sich die Wohnkammer über 180° und die ventrale Trichteröffnung über ein Bogenmaß von 35°.
Bei ?*G. tridorsatus* (b) fällt die Nabelwand von der Umbilikalwulst senkrecht zur Naht ein. Durch die Nabelmitte gemessen erstreckt sich die Wohnkammer über 235° und die ventrale Trichteröffnung über ein Bogenmaß von 55°. Zeichnung: Sebastian Brandt

5.4 Zwei grundverschiedene Gehäusebaupläne

Mit den Original-Schalenresten auf Nautilus-Steinkernen aus dem Oberen Muschelkalk von Troistedt wurde die Nachbildung der ursprünglichen Gehäuse-Morphologie ermöglicht. Dabei wird eine ungewöhnlich divergierende Gestalt der Gehäusemündung und der Gehäusegröße der zwei nebeneinander lebenden Arten sichtbar. Mit dem Nachweis dieser grundverschiedenen Baupläne der Nautiliden des Oberen Muschelkalks muss von einer getrennt evolutionären Entwicklung auf Gattungsebene ausgegangen werden. Die Beschreibungen der Gattung *Germanonautilus* Mojsisovics, 1902, der Typusart *G. bidorsatus* Schlotheim, 1820 und der Art ?*G. tridorsatus* Böttcher, 1938 sind Beschreibungen der Steinkern-Rumpfversion mit der vom Abdruck des Hypostracums geprägten und geglätteten Steinkernoberfläche.
Die mit der Schalenerhaltung ermöglichte Gehäuse-Rekonstruktion verändert die taxonomische Stellung der Arten zueinander grundlegend und verlangt eine erweiterte spezifische Beschreibung der Gehäusebaupläne.

Erweiterte Beschreibung des Gehäusebauplans der Gattung *Germanonautilus* Mojsisovics, 1902 mit der Typusart *bidorsatus* Schlotheim, 1820.
Der Windungsquerschnitt des Gehäuses ist von quadratisch bis trapezförmig sehr variabel. Die Flanken können flach gewölbt oder glatt sein, der schwach gerundete Marginalrand kann glatt oder verschieden auf die Flanke und/oder die Ventralseite übergreifend skulpturiert sein. Die Ventralseite kann eben und glatt, schwach gerundet, oder mit einer medianen Vertiefung (= Name *bidorsatus*) versehen sein. Der Nabel ist variabel mäßig weit. Die Nabelwand fällt knapp gerundet bis glatt vom Umbilikalrand schräg zur Naht ein. Dabei entsteht die Form eines Trichters. Der Umbilikalrand kann kantig, knapp gerundet oder als schwache Wulst ausgebildet sein.
Ausgehend vom letzten Septum beginnt bei 115° auf der Ventralseite des Gehäuses ein an der Basis schmal gerundeter Trichter. Von der Basis ausgehend verbreitert sich der Trichter gleichmäßig bis zum Marginalrand bei 150°. Von dort verläuft die Gehäusemündung in einem eng gerundeten Bogen auf die Lateralseite und

gerade weiter über den Umbilikalrand bis zur Naht. Die Wohnkammer erstreckt sich durch den Nabel gemessen über 180°.

Die neue Gattung wird durch die erweiterte Beschreibung der Typusart *G. tridorsatus* Böttcher, 1938 definiert.
Der Windungsquerschnitt gestaltet sich von quadratisch bis trapezförmig sehr variabel. Die Flanken können glatt oder flach gewölbt sein, der schwach gerundete Marginalrand ist glatt oder selten zur Lateralseite schwach wulstig-knotig skulpturiert. Die Ventralseite ist eben und kann parallel zum Marginalrand in eine schmale flache Rinne übergehen. Die Nabelweite ist variabel. Der Umbilikalrand kann bis zu einer starken Wulst ausgebildet sein. Vom Umbilikalrand fällt die Nabelwand steil zur Naht ein,
Ausgehend vom letzten Septum beginnt bei 115° auf der Ventralseite des Gehäuses der an der Basis breit gerundete Trichter. Von ihm ausgehend verlaufen die Trichterränder parallel zum Marginalrand bis zur ventralen Gehäusemündung bei 165°. Die Mündung des Gehäuses biegt über den Marginalrand in einem enggerundeten Bogen zuerst konvex auf der Lateralseite nach hinten, um wenig später in einem weiten konkaven Bogen nach vorn umzuschwenken. Dabei entstehen lateral periodisch dem konkaven Bogen folgend wulstige Schalenverdickungen. Die Gehäusemündung endet durch den Nabel gemessen bei 235° in einer teilweise kräftig ausgebildeten Umbilikalwulst und biegt danach senkrecht zur Naht ab. Somit erstreckt sich die Öffnung der ventralen Gehäusemündung für den Weichkörper von 115° bis 235° über ein Bogenmaß von 120°.

6. Schlussfolgerungen und Diskussion

6.1 Stammarten der germanischen Nautiliden des Oberen Muschelkalks

Nach Kozur (1980) erstreckten sich im Illyr die Austroalpin-dinarischen Faunenprovinzen noch gemeinsam von den Ostalpen (Salzburger Land) bis in die Dinariden (Sarajevo). Beim Vergleich der von Hauer und Mojsisovics beschriebenen und abgebildeten Nautiliden dieser Faunenprovinzen miteinander wird ihre morphologische Vielfalt sichtbar. Als gemeinsames Merkmal haben alle eine mäßig gewölbte Nabelwand die vom Umbilikalrand trichterförmig zur Naht einfällt. Zu dieser Formengruppe gehört der von Mojsisovics (1882) als Art beschriebene und 1902 von ihm zu *Germanonautilus* gestellte *N. salinarius* von der Schreyeralpe (Austroalpine Provinz) bei Hallstatt. Die mit ca. 8 cm kleinwüchsige Morphe wurde annähernd zeitgleich auch von Hauer (1887, 1892, 1896) von Han Bulog bei Sarajewo (Dinarische Provinz) nachgewiesen. Weitere Fundorte listet Kittl (1903) mit Han Vidovice und Haliluci aus der Dinarischen Provinz und Schiechlinghöhe unweit der Schreyeralpe aus der Austroalpinen Provinz auf. Da nach Kozur (1973) und Kozur & Mostler (1972) im oberen Illyr kurzzeitig ein mariner Verbindungsweg aus diesem Teil der Paläotethys in das epikontinentale Muschelkalkmeer existierte, kann *G. salinarius* Mojs., 1882 begründet als Stammart von *Germanonautilus bidorsatus* betrachtet werden.
Als Teil der Neotethys erstreckte sich die Sephardische Faunenprovinz (Hirsch 1972) im Anis von Israel (Negev), Ägypten (Sinai) und Sardinien bis zur Provence. Die Balearen und Ostspanien wurden erst im Ladin von der Neotethys erreicht (Goy & Martinez 1996, Pérez-Valera et. al. 2014, Rein 2008). Beim Vergleich der von Parnes (1986) aus diesem Zeitraum beschriebenen und abgebildeten Nautiliden fällt als gemeinsames Gehäusemerkmal die vom Umbilikalrand senkrecht zur Naht einfallende Nabelwand auf.
Obwohl der Typ *G. salinarius* Mojs., 1882 eine vom Umbilikalrand trichterförmig zur Naht einfallende Nabelwand hat, stellten Parnes (1986) wie zuvor auch Kummel (1960) drei 8,5 bis 10,4 cm große Morphen aus Makhtesh Ramon (Negev) synonym zu *Germanonautilus salinarius*. Bei der Beschreibung, dass *„der Nabel recht schmal, tief, abgestuft und die Nabelwand bis zur Umbilikalkante hoch und steil ausgeprägt ist“* (Parnes 1986: 41) wird zwar der grundsätzliche Merkmalsunterschied zum Typ *G. salinarius* von Mojsisovics (1882) erkannt, die Divergenz der Merkmale jedoch als Varietät oder Unterart gedeutet.
Die Ergebnisse der vorstehenden Analyse zeigen, dass der Ursprung der Stammreihe der Spezies ?*G. tridorsatus* Böttcher in der Sephardischen Faunenprovinz liegt und Gattung und Art der von Kummel (1960) und Parnes (1986) fälschlich synonym zur Gattung *Germanonautilus* gestellten Stammart neu beschrieben werden müssen (Rein in Vorb.).

6.2 Chronologie der Wanderwege

Das von Stampfli & Borel (2002) entwickelte Plattentektonik-Modell vermittelt für das Mesozoikum ein paläogeographisches Bild von der Entwicklung des mediterran/alpinen Tethys-Raums. Als Teil der sich nach NW stetig ausbreitenden Neotethys entstand am Nordrand von Gondwana ein neuer mariner Lebensraum mit einer eigenen Faunenassoziation, die Sephardische Faunenprovinz. Der Raum zwischen der am Südrand der eurasischen Platte und Gondwana liegenden Paläotethys mit den Austroalpin-dinarischen Faunenprovinzen wird dabei tektonisch ständig verändert. Mit Hilfe der bekannten Immigrationszeiträume der Stammarten im Illyr in das Muschelkalkmeer kann die Chronologie ihrer marinen Wanderwege korreliert und plausibel nachvollzogen werden.

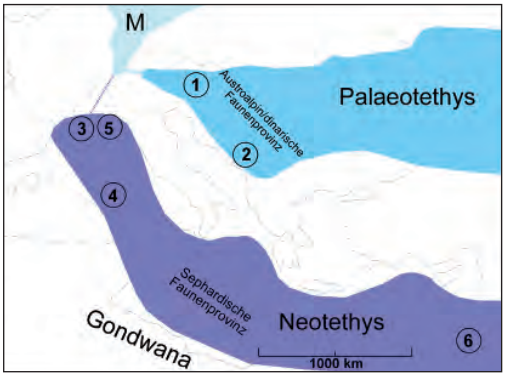


Abb. 8: Paläogeographische Situation des alpin-mediterranen Raumes im Illyr als Ergebnis der Kollision von Gondwana mit der Eurasischen Platte. 1 = Salzburg; 2 = Sarajevo; 3 = Provence; 4 = Sardinien; 5 = Vicentin, 6 = Israel; M = Muschelkalkmeer. Schematisiert und verändert nach Parnes et al. (1985) und Stampfli & Borel (2002).

Der Nachweis von „*bidorsatus*“ ab der Basis der Trochitenkalk-Formation ist ein Fakt. Er entspricht zeitlich einer tektonisch basierten marinen W–O Verbindung der Austroalpin-dinarischen mit der Germanischen Faunenprovinz und deckt sich mit der Faunenassoziation der Conodonten der Conodonten-Zone 1 (Kozur 1980). Wie zahlreiche weitere Immigranten bis zur *Tetractinella*-Bank belegen, war diese marine Verbindung zur Paläotethys offensichtlich mehrmals tektonisch aktiviert.

Der Nachweis von „*tridorsatus*“ ist im Muschelkalk ab der Meißner-Formation belegt. Die sephardische Stammart immigrierte demnach über eine an der Basis der *flexuosus*-Zone tektonisch entstandene N–S Verbindung aus der Neotethys in die Germanische Faunenprovinz. Da die Conodonten der Conodontenzone 2 aus der Tonplattenfazies im Muschelkalk Thüringens von Kozur 1980 auch in Sardinien und der Provence nachgewiesen wurden, kann der Wanderweg der Nautiliden auch mit Conodonten bestätigt werden. Als weiteren Beleg für Migranten dieser Meeresverbindung können die von Tornquist (1898 a, b und 1901) als „germanotype Ceratiten“ beschriebenen Morphen des Vicentin gedeutet werden. Der von Tornquist bei San Ulderice gefundene *Austroceratites tornquisti* Philippi 1901 stammt aus dem von Mostler (1980) ins Illyr gestellten Spitzkalk, den Tornquist als besondere „tyrrhenische“ Triasfazies bezeichnete.

Wanderweg von *Germanonautilus bidorsatus*: Die Typuslokalität für die Conodonten-Zone 1 mit *Gondolella mombergensis* und *Chirodella dinodoides* ist der Steinbruch „Krähenhütte“ Bad Sulza in Thüringen (Kozur 1974b). Die mit *Coenothyris vulgaris, Encrinus liliiformis* und *Tetractinella trigonella* (Kozur 1980: 129) vergesellschafteten Conodonten entstammen der Trochitenkalkfazies. Von Kozur wurde in dieser Fossilien-Assoziation fälschlich auch *Paraceratites* (*Progonoceratites*) *atavus* aufgeführt. Das hatte zur Folge, dass von ihm der Trochitenkalk irrtümlich als *atavus* (=*flexuosus*) -Zone eingestuft wurde. Die Biospezies *Ceratites nodosus* setzt jedoch grundsätzlich erst mit beginnender Tonplattenfazies im Hangenden der *Tetractinella*-Bank in der Meißner-Formation ein (Ockert & Rein 2000).

Somit muss die Trochitenkalk-Formation der Germanischen Faunenprovinz mit der Conodonten-Zone 1 der Austroalpinen Faunenprovinz und der höheren *trinodosus*-Zone (Kozur 1980: 129) korreliert werden.

Damit wird der zeitgleiche Wanderweg der Zone 1 Conodonten *Gondolella mombergensis* und *Chirodella dinodoides* mit *G. salinarius* und ihre gemeinsame Existenz ab der Basis des Trochitenkalks im flachmarinen neuen Lebensraum belegt.

Wanderweg von ?*Germanonautilus tridorsatus*: Die Typuslokalität für die Conodonten-Zone 2 mit *Gondolella mombergensis*-A.–Z. ist das Reisertal bei Mühlhausen (Kozur 1974b). Das Profil dieser Lokalität entspricht der Tonplattenfazies der Meißner-Formation und lässt sich

stratigraphisch in die Schichtenfolge von der *flexuosus*-Zone bis zur *compressus*-Zone des Oberen Muschelkalks zuordnen (Ockert & Rein 2000).
Die Conodonten der Conodonten-Zone 2 des Germanischen Beckens entsprechen gleichfalls den auf Sardinien und der Provence gefundenen Conodonten (Kozur 1980: 123/124). Sardinien und die Provence gehören zum Nordrand der Sephardischen Faunenprovinz (Hirsch 1972) = Westmediterran-arabische Faunenprovinz (Kozur 1980). Mit dieser zeitlichen Übereinstimmung ist der an der Basis der Meißner-Formation des Oberen Muschelkalks lokalisierte gemeinsame Wanderweg der Conodonten der Conodonten-Zone 2 mit den Nautiliden aus der Negev korreliert. Der Nachweis von ?*Germanonautilus tridorsatus* im neuen marinen Lebensraum ist chronologisch mit der einsetzenden Tonplattenfazies belegt. Damit wird auch die von Rein (2008) hypothetisch vermutete Immigration der Stammart(en) der Biospezies *Ceratites nodosus* aus der Sephardischen Faunenprovinz nachvollziehbar.

6.3 Paläogeographische Entwicklung von der Trochitenkalk-Formation bis zur Erfurt-Formation und die Phylogenese von *G. bidorsatus* Schlotheim, 1820 und ?*G. tridorsatus* Böttcher, 1938

Die Phylogenese von *G. bidorsatus* Schlotheim, 1820

Gemeinsam mit den Conodonten *Gondolella mombergensis* und *Chirodella dinodoides* der Conodonten-Zone 1 (Kozur 1980) immigrierte *Germanonautilus salinarius* Mojsisovics, 1882 an der Basis des Trochitenkalks in das Muschelkalkmeer. Die erfolgreiche physiologische Anpassung an die ökologischen Bedingungen des flachmarinen Lebensraums muss schnell erfolgt sein. Der Fund eines *Rhyncholithes hirundo* (Knaust 1991) aus dem unteren Trochitenkalk bei Jena belegt, dass bereits zu diesem frühen Zeitpunkt das Beckeninnere von den *Nautiliden* besiedelt war. Ein Steinkern aus den Zwergfaunaschichten Württembergs mit einer trichterförmig vom Umbilikalrand zur Naht einfallenden Nabelwand (Slg. Batholomä, Neuenstein) bestätigt, dass es sich bei den frühen Immigranten um Morphen der Stammart aus der Austroalpin-dinarischen Faunenprovinz gehandelt hat. Nach erfolgter territorialer und reproduktiver Isolation der Population von der Stammart entsteht die Spezies *Germanonautilus bidorsatus* Schlotheim, 1820 (Willmann 1985). Die Phylogenese dieser Art erscheint ungewöhnlich. Sie beginnt mit der Speziation im instabilen flachmarinen Lebensraum der Trochitenkalk-Formation. Leider ist die fossile Erhaltung von Cephalopoden-Gehäusen in der Trochitenkalkfazies so schlecht, dass aus diesem Anpassungszeitraum keine weiteren aussagekräftigen Steinkerne zur Bewertung bereitstehen. Deshalb ist ihr Adaptationsverhalten nicht dokumentiert.

Die Stufen der Anpassung der Individuen der neuen Spezies konnten erst nach dem Wechsel von den anfangs flachmarinen zu den marinen Lebensbedingungen der Meißner-Formation mit den Troistedter Belegen („**U**“ und „**M**“) detailliert erfasst werden. Sie ermöglichen mit den Erkenntnissen aus der Schalenerhaltung neben der statistischen Steinkernanalyse auch eine revidierte Beschreibung der Gattung *Germanonautilus*.

Die mit 8 cm ursprüngliche Stammartgröße macht die ungewöhnliche Größenverteilung im Anpassungszeitraum „**U**“ als genetisch basiert verständlich. Sie erklärt weiterhin das phylogenetisch durchgehend auffällige ontogenetische Verhaltensmuster der Größenklassen „**B**“ und „**C**“.
Bereits in der *flexuosus*-Zone wird mit der Vielfalt der frühontogenetischen Skulpturbildungen die große morphologische Variationsbreite sichtbar. So kann die Breitenzunahme des Gehäuses allmählich oder schnell erfolgen, die anfangs leicht gerundete Ventralseite des Gehäuses völlig glatt und flach bleiben, frühontogenetisch einen erhabenen Fadenkiel ausbilden und/oder sich mittig bis zu einer rinnenartigen Vertiefung (siehe Name *bidorsatus*) absenken, oder ausgehend von der Trichterbildung bis zu den Marginalrändern verschieden stark skulpturiert sein.

Die Lateralseite kann vom leicht kantigen oder gerundeten Marginalrand bis zur Naht völlig glatt bleiben oder umbilikal eine schwache Wulst bilden. Marginal können Skulpturelemente wie Falten, Knötchen, Knoten oder Wülste auf die Lateralseite ziehen oder eine Verbindung mit den Skulpturelementen der ventralen Trichtermündung herstellen.

Bereits diese Vielfalt einzelner frühontogenetischer Skulpturbildungen der Spezies *Germanonautilus bi-*

dorsatus in der *flexuosus*-Zone belegt den großen Genpool der Individuen der aus der Paläotethys eingewanderten Nautiliden-Population.

Abb. 10: Beispiele für frühontogenetische Skulptur-Merkmale auf der Ventralseite von *G. bidorsatus* der Größenklasse „**B**“ (Größe der Stammart) aus der *flexuosus*-Zone Troistedt. **a**) NME 13; 111, **b**) NME 13; 297

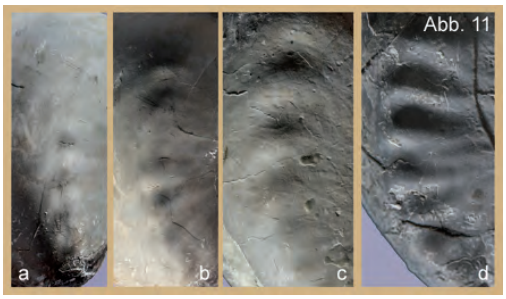


Abb. 11: Beispiele für frühontogenetische Skulptur-Merkmale des Marginalrandes und der Lateralseite von *G. bidorsatus* der Größenklasse „**B**“(Größe der Stammart) aus der *flexuosus*-Zone Troistedt. **a**) NME 13; 166, **b**) NME 13; 243, **c**) NME 13; 237, **d**) NME 13; 194

Die physiologische Umstellung von den marinen auf die brackischen Lebensbedingungen im Hangenden der Gänheim-Bank („**Pr**“) verändert das Wachstumsverhalten erneut. Die Gehäuse werden etwas schlanker und der wiederkehrende Trend einer ausgeglichenen Größenverteilung wird auf maximale Gehäusegrößen wenig größer 30 cm erweitert. Die aufgrund der Schalenerhaltung ermöglichte Gehäuserekonstruktion zeigt, dass es sich bei den Größenangaben lediglich um Maße unvollständig verfüllter Steinkerne handelt.
Dieses variable Verteilungsmuster charakterisiert auch die weitere Phylogenese („**O**“) bei der Anpassung an die steten Wechsel der brackischen Bedingungen von der Warburg-Formation bis zum Grenzdolomit der Erfurt-Formation.

Die frühontogenetisch angelegten Skulpturmerkmale wandern in der Phylogenese mit zunehmendem Individualalter auf der Wohnkammer immer weiter. Dabei

Abb. 12: Beispiel für phylogenetisch bedingte Verlagerung frühontogenetischer Skulptur-Merkmale auf Gehäusen der Warburg-Formation. Vom Marginalrand ziehen wulstartige Knoten auf die Lateralseite. Bis auf eine breite mediane Rinne bleibt die Ventralseite skulpturfrei. Der *G. bidorsatus* aus der *nodosus*-Zone von Bettborn in Lothringen wurde von Oliver Schmid (Renningen) gefunden und präpariert. Nach seinem tragischen Tod an der gleichen Fundstelle möchte ich mit der Publizierung des Belegstückes seinen aktiven Beitrag für diese Arbeit würdigen.

wird durch Rekombination einzelner Merkmale die morphologische Variabilität vergrößert. Während sich Marginalskulpturen stets abschwächen und früher aussetzen, bleiben mediane Furchenbildungen unverändert bestehen.

Bedingt durch das diachrone Voranschreiten der Keuperfazies weicht das Muschelkalkmeer stetig nach SSW zurück. Nur im Raum des östlichen Schweizer Jura blieben in der Erfurt-Formation durchgängig brackisch/marine Lebensbedingungen erhalten (Merki 1961). Von dort kommt es beim Wechsel von regressiven und transgressiven Sequenzen lediglich zu kurzzeitigen Vorstößen des Meeres auf das Festland. Alle diese wechselnden Lebensbedingungen toleriert *G. bidorsatus* bis zu einer letzten marinen Ingression bis in das Beckeninnere und der Bildung des Grenzdolomits in Thüringen (Rein 2014). Erst danach stirbt mit dem endgültigen Verlust des aquatischen Lebensraums *Germanonautilus bidorsatus* nachfahrenlos aus.
Mit der scheinbar problemlosen von flachmarinen über marine bis grenzwertig brackische Ökosysteme zu ver-

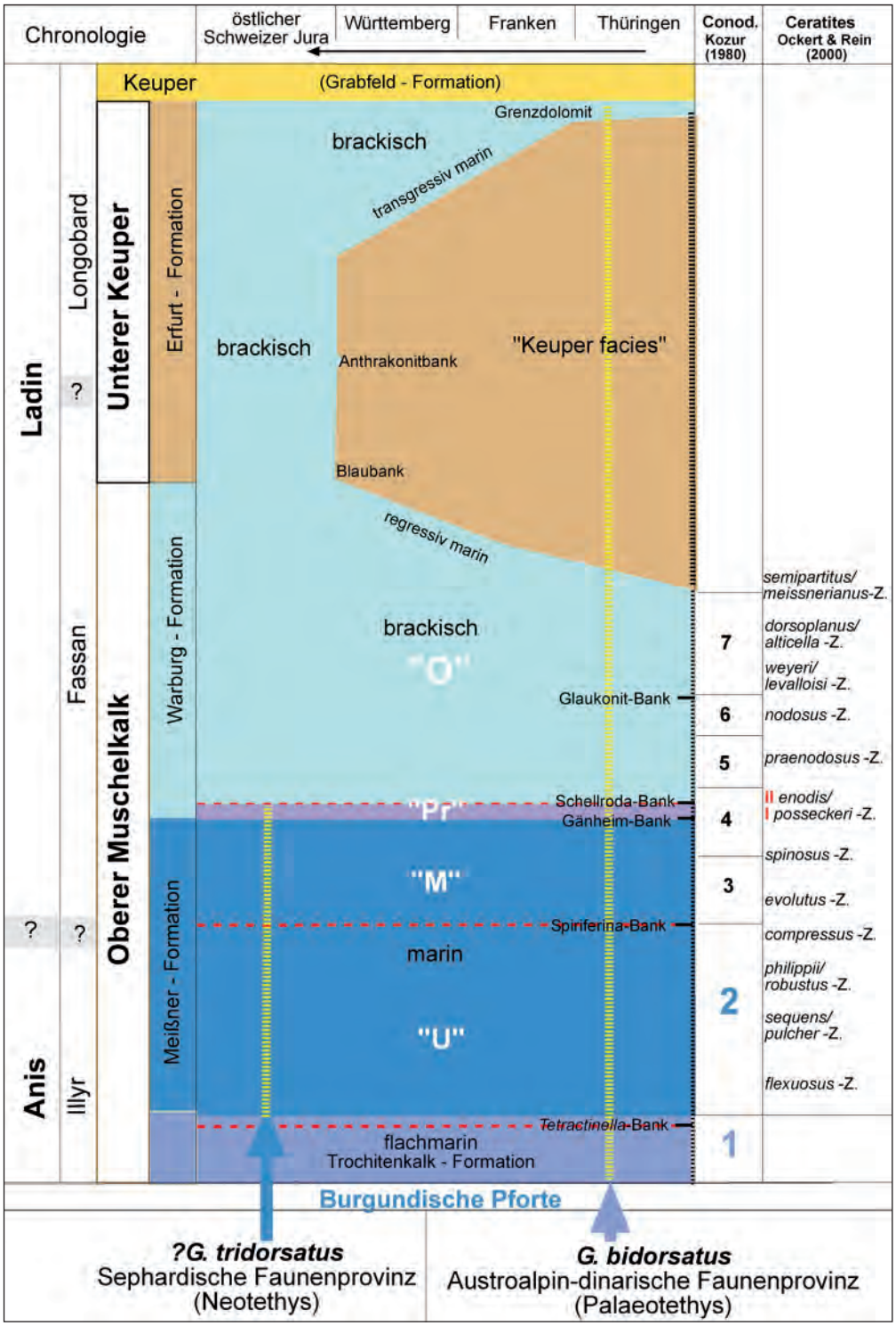


Abb. 9: Phylogenese der Nautiliden im Oberen Muschelkalk. Schematisiert und verändert nach Franz et al. 2013.

folgenden Phylogenese verkörpert *G. bidorsatus* den Organismus einer Art mit einem ungewöhnlichen Toleranzverhalten. Die Stammesgeschichte der Biospezies *Germanonautilus bidorsatus* ist ein Paradebeispiel für evolutive Heterogenese einer eurypotenten fossilen Art.

Die Phylogenese von *?G. tridorsatus* BÖTTCHER 1938

An der Basis der Meißner-Formation des Oberen Muschelkalks entstand mit der einsetzenden Tonplattensedimentation tektonisch basiert ein mariner Verbindungsweg von der Germanischen Faunenprovinz zur Sephardischen Faunenprovinz als Teil der Neotethys. Gemeinsam mit den Conodonten *Gondolella mombergensis*-A.–Z der Conodonten-Zone 2 (Kozur 1980) und den vermutlichen Stammarten der germanischen Ceratiten (Rein 2008) immigrierte die Population der von Kummel (1960) und Parnes (1986) fälschlich zu *Germanonautilus* und synonym zu *salinarius* Mojs., 1882 gestellten Sephardischen Stammart in der *flexuosus*-Zone in das Muschelkalkmeer.
Die Analyse der Troistedter Belege offenbart den Vorgang der Speziation nach erfolgter territorialer und reproduktiver Isolation (Willmann 1985) und die Adaptationsstufen in der Phylogenese der neu entstandenen Spezies *?G. tridorsatus* Böttcher, 1938. Die spezifische physiologische Anpassung der Individuen an das marine Ökosystem konnte mit den Messwerten in den Adaptationszeiträumen „**U**“ und „**M**“ detailliert dargestellt werden (Tafel I). Mit der Kenntnis der ursprünglichen Größe der Stammart zwischen 8,5–10,4 cm wird das statistisch auffällige ontogenetische Verhaltensmuster im Bereich der Größenklasse „**C**“ verständlich.
Wie das Wachstumsverhalten im Unterschied zu *G. bidorsatus* (Tafel I a/b) zeigt, hat *?G. tridorsatus* schnell eine neue optimale Gehäusegröße gefunden. Auffallend ist die dabei sichtbar werdende extreme Variationsbreite der Parameterwerte (Tafel II). Im Vergleich zum physiologischen Verhaltensmuster erscheint die morphologische Variationsbreite der skulpturell ausgebildeten Merkmale bescheiden.
Der im Hangenden der Gänheim-Bank („**Pr**“) folgende Wechsel von marinen zu brackischen Lebensbedingungen übersteigt die ökologische Potenz der Art. Die Spezies *?G. tridorsatus* stirbt am Beginn der *enodis/posseckeri*-Zone nachfahrenlos aus. Es ist der Horizont,

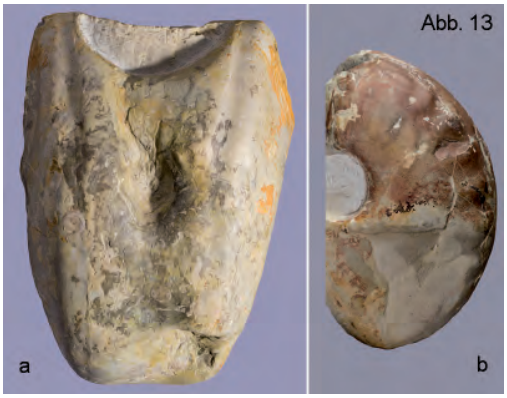


Abb. 13: Die gelegentliche Ausbildung morphologischer Skulptur-Merkmale des *?G. tridorsatus* beschränkt sich auf parallel zum Marginalrand verlaufende rinnenartige Vertiefungen **a**) NME 13; 939, Größenklasse „**D**“ oder/und schwache wulstförmige Knotenbildungen am seitlichen Marginalrand **b**) NME 13; 649, Größenklasse „**C**“.

in dem die zeitgleich immigrierte Biospezies *Ceratites nodosus* gleichfalls nahe an ihre ökologische Toleranzgrenze kommt.
Die Phylogenese der Biospezies *?Germanonautilus tridorsatus* ist ein Beispiel für die zeitlich begrenzte Existenz einer stenopotenten fossilen Art.

Dank

In den Jahren 1994–2002 legte Willy Ockert (Ilshofen) mit seiner stets aktualisierten stratigraphischen Erfassung des Troistedter Aufschlusses das wissenschaftliche Fundament auch für vorliegende Arbeit. Mit Hilfe dieser Profile sicherten Klaus Ehrhardt (Stadtilm) und Stefan Weiland (Jena) stratigraphisch belegt den Großteil der Troistedter Belege. Mit der kollektiven Sammeltätigkeit von Jörg Amling (Erfurt), Sebastian Brandt (Kornhochheim), Dr. Walter Elger (Berlin), Peter Gensel (Weimar), Dr. Thomas Groh (Rudolstadt), Manfred Schulz (Großenlüder) und Peter Thieme (Weimar) wurde das große Belegmaterial komplettiert.
Die publizierten Funde der Warburg- und Erfurt-Formation wurden von Kay Uwe Elste (Weimar), Robert Ernst (Löwenstein), Frank Kilisch (Eschwege), Torsten Krause (Erfurt), Steffen Philipps (Oedheim), Alexander Rosenthal (Heiligenstadt) und Oliver Schmid (Renningen) dem Fundus des Erfurter Naturkundemuseums übergeben. Alfred Bartholomä (Neuenstein),

Dr. Hans Hagdorn (Ingelfingen) sowie Robert und Michael Hunstock (Ernstroda) stellten ihre Belege zur Messwertnahme zur Verfügung. Ingolf Heinze (Königsee) übernahm das umfangreiche und zeitaufwendige Schneiden der Nautilus-Steinkerne.
Für Hinweise, Textübersetzungen und praktische Hilfe bedanke ich mich bei Juan Alberto Pèrez-Valera (Univ. Madrid), Klaus Ebel (Markdorf), Manuel Flöther (Kassel), Thomas Bierwisch (Gügleben) und Wolfgang Jorzik (Erfurt).
Für die spezielle Präparation des Belegmaterials, die Anfertigung der Zeichnungen und Fotos und den damit verbundenen Kenntniszuwachs bedanke ich mich bei Sebastian Brandt (Kornhochheim), ebenso für die Diskussionen mit Matthias Hartmann (Direktor NME Erfurt), Prof. Dr. Francis Hirsch (Universität Naruto, Japan), Dr. Stefan Meng (Univ. Greifswald), Prof. Dr. Jörg Schneider (Univ. Freiberg) und Dr. Ralf Werneburg (NHM Schleusingen). Allen genannten Herren möchte ich für ihren Beitrag zum Gelingen dieser Arbeit ganz herzlich danken.

Literatur

Böttcher, J. (1938): Das Muschelkalkmeer um Ohrdruf. – Ohrdruf, Lucas, 116 S.

– (1938a): Die Schichtenfolge des Oberen Muschelkalks bei Ohrdruf und ein paar seltene Versteinerungen. – Beiträge zur Geologie von Thüringen **5**: 54–56.

– (1938b): Versteinerungen des Oberen Muschelkalks bei Ohrdruf als aufschlußreiche Dokumente für die Geschichte des deutschen Muschelkalkmeeres. – Beiträge zur Geologie von Thüringen **5**: 99–105.

Franz, M., M. Henniger & J. Barnasch (2013): The strong diachronous Muschelkalk/Keuper facies shift in the Central European Basin: implications from the type-section of the Erfurt Formation (Lower Keuper, Triassic) and basin-wide correlations. – International Journal of Earth Sciences: Geologische Rundschau **102**: 761–780.

Goy, A. & G. Martinez (1996): Nautiloideos del Triàsico Medio en la Cordillera Ibèrica y en la parte oriental de las Cordilleras Bèticas. – Cuadernos Geologica Iberica **20**: 271–300, 6 Taf., 3 Abb.

Hauer, J. v. (1887): Die Cephalopoden des bosnischen Muschelkalks von Han Bulog bei Sarajevo. – Denkschrift der Akademie der Wissenschaften **54**: 1–50, 8 Taf.

– (1892): Beiträge zur Kenntniss der Cephalopoden aus der Trias von Bosnien. – I. Neue Funde aus dem Muschelkalk von Han Bulog bei Sarajevo. – Denkschrift der Akademie der Wissenschaften **59**: 251–296, 15 Taf.

– (1896): Beiträge zur Kenntniss der Cephalopoden aus der Trias von Bosnien. – II. Nautilen und Ammoniten mit ceratitischen Loben aus dem Muschelkalk von Haliluci bei Sarajevo. – Denkschrift der Akademie der Wissenschaften **63**: 237–276, 13 Taf.

Hirsch, F. (1972): Middle Triassic conodonts from Israel, southern France and Spain. – Mitteilungen der Gesellschaft für Geologie und Bergbaustudium **21**: 811–828, 2 Tab., 2 Taf.

Kittl, E. (1903): Geologie der Umgebung von Sarajevo. – Jahrbuch der Kaiserlich-Königlichen Geologischen Reichsanstalt **53**: 515–748.

Knaust, D. (1991): Ein bemerkenswerter Nautiliden-Kiefer (Rhychiolithes hirundo Faure-Biquet, Cephalopoda) aus dem Mittleren Muschelkalk (Oberanis) der Germanischen Trias. – Veröffentlichungen des Naturkundemuseums Erfurt **10**: 58–65, 4 Abb., 1 Taf.

Kozur, H. (1973): Faunenprovinzen in der Trias und ihre Bedeutung für die Klärung der Paläogeographie. – Geologisch-Paläontologische Mitteilungen Innsbruck **3** (8): 1–41.

– (1974b): Die Biostratigraphie der germanischen Mitteltrias. Teil I. – Freiberger Forschungs-Hefte C **280**: 1–56.

– (1980): Revision der Conodontenzonierung der Mittel- und Obertrias des tethyalen Faunenreichs. – Geologisch-Paläontologische Mitteilungen Innsbruck **10** (3–4): 79–172.

Kozur, H. & R. Mock (1973): Die Bedeutung der Trias-Conodonten für die Stratigraphie und Tektonik der Trias in den Westkarpaten. – Geologisch-Paläontologische Mitteilungen Innsbruck **3** (2):1–14, 1 Abb., 1 Taf.

Kozur, H. & H. Mostler (1971): Probleme der Conodontenforschung in der Trias. – Geologisch-Paläontologische Mitteilungen Innsbruck **1** (4): 1–19, 2 Taf.

Kozur, H. & H. Mostler (1972): Die Bedeutung der Conodonten für stratigraphische und paläogeographische Untersuchungen in der Trias. – Mitteilungen der Gesellschaft für Geologie und Bergbaustudien **21**: 777–810, 2 Tab., 4 Taf.

Kummel, B. (1960): Middle Triassic nautiloids from Sinai, Egypt and Israel. – Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College **123** (7): 291–302, 4 pls.

Merki, P. J. (1961): Der Obere Muschelkalk im östlichen Schweizer Jura. – Basel, Birkhäuser, 263 S.

Mojsisovics, E. v.(1882): Die Cephalopoden der mediterranen Triasprovinz. – Abhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Geologischen Reichsanstalt **10**: 1–320, 94 Taf.

– (1896): Die Cephalopodenfaunen der oberen Trias des Himalaya, nebst Bemerkungen über die Meere der Triasperiode. – Verhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Geologischen Reichsanstalt **13**: 346–373.

– (1902): Die Cephalopoden der Hallstädter Kalke. – Abhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Geologischen Reichsanstalt **6** (1): 175–356, Taf. 1–23.

Mostler, H. (1980): Ein Beitrag zur mitteltriadischen Mikrofauna von Recoaro und Tretto (Vicentin, Italien). – Geologisch-Paläontologische Mitteilungen Innsbruck **9** (9): 321–351, 5 Abb., 3 Taf.

Mundlos, R. (1971): Gehäuse-Rekonstruktion von Germanonautilus aus dem Oberen Muschelkalk. – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie; Monatshefte **8**: 468–473, 4 Abb.

Ockert, W. & S. Rein (1999): Ein vollständiges Profil des Oberen Muschelkalkes bei Behringen (TK 25 5232 Stadtilm). – Geowissenschaftliche Mitteilungen von Thüringen **7**: 51–70, 1 Abb., 1 Beil.

Ockert, W. & S. Rein (2000): Biostratigraphische Gliederung des Oberen Muschelkalks in Thüringen. – Beiträge zur Geologie von Thüringen, NF **7**: 195–228, 17 Abb., 2 Tab., 1 Beil.

Parnes, A. (1986): Middle Triassic Cephalopos from the Negev (Israel) and Sinai (Egypt). – Israel Geological Survey Bulletin **79**: 1–59, 23 pl.

Parnes, A., C. Benjamini & F. Hirsch (1985): New aspects of Triassic ammonoid biostratigraphy, palaeoenvironments and palaeogeography in southern Israel(Sephardic Province). – Journal of Paleontology **59** (3): 656–666, 1 pl., 4 text-figs.

Pérez-Valera, J. A., F. Barroso-Barcenilla, A. Goy & F. Pérez-Valera (2014): Nautiloids from the Muschelkalk facies of the South-Iberian Triassic (Betic Ranges, Southern Spain). – Cephalopods – Present and Past 9 & Coleoids through Time 5. Poster: 134.

Philippi, E. (1901): Die Ceratiten des oberen deutschen Muschelkalkes. – Paläontologische Abhandlungen **VIII**, Neue Folge **IV**: 347–458,Taf. XXXIV–LIV

Rein, S. (1998): Biologie und Lebensweise von Germanonautilus. – Teil II: Ontogenie, Ernährung und Ökologie. – Veröffentlichungen des Naturhistorischen Museums Schleusingen **13**: 3–14.
– (2002): Zur Evolution des Weichkörpers der Nautiliden. – Veröffentlichungen des Naturhistorischen Museums Schleusingen **17**: 33–40, 8 Abb.
– (2003): Zur Biologie der Ceratiten der spinosus-Zone – Ergebnisse einer Populationsanalyse – Teil I: Populationsstatistik, Sexual-Dimorphismus und Artkonzept. – Veröffentlichungen des Naturkundemuseums Erfurt **22**: 43–67, 16 Abb., 2 Prof.
– (2007): Die Biologie der Ceratiten der *flexuosus-, sequens/pulcher* und *semipartitus/meissnerianus*-Zone. Entstehung und Aussterben der Biospezies *Ceratites nodosus*. – Veröffentlichungen des Naturkundemuseums Erfurt **26**: 39–67, 32 Abb., 6 Taf., 3 Prof.
– (2008): *Ceratites atavus* auf Mallorca? – Die Muschelkalkammonoideen des Museu Balear de Sciencies Natural Sòller. – VERNATE **27**: 5–19, 8 Abb., 5 Taf.
– (2014): Germanonautilus im Unteren Keuper (Trias, Erfurt-Formation) – von *Trematodiscus jugatonodosus* bis *Germanonautilus bidorsatus*. – Semana **29**: 37–44, 11 Abb.
– (2015): Erwiderung auf Urlichs vorstehende „Entgegnung zu Rein (2014)“: Germanonautilus im Unteren Keuper (Trias, Erfurt-Formation) – von *Trematodiscus jugatonodosus* bis *Germanonautilus bidorsatus*. – Semana **30**: 57–58, 1 Abb.
Stampfli, G. M. & G. D. Borel (2002): A plate tectonic model for the Paleozoic and Mesozoic constrained by dynamic boundaries and restored synthetic oceanic isochrones. – Earth and Planetary Science Letters **196**:17–33, 9 Fig.
Strombeck, A. v. (1849): Beitrag zur Kenntniss der Muschelkalk-Bildung im nordwestlichen Deutschland. – Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft **1**: 115–231.
Tornquist, A. (1898a): Neue Beiträge zur Geologie und Paläontologie der Umgebung von Recoaro und Schio (im Vicentin). – 1. Beitrag: Die nodosen Ceratiten. – Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft **50**: 209–233, Taf. VIII–X.
– (1898b): Neue Beiträge zur Geologie und Paläontologie der Umgebung von Recoaro und Schio (im Vicentin). – 2. Beitrag: Die Subnodosus-Schichten. – Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft **50**: 635–694, Taf. XX–XXIII.
– (1901): Das vicentinische Triasgebirge. – Stuttgart, Schweizerbart, 195 S.
Urlichs, M. (2000a): Germanonautilus (Nautiloidea) aus dem Unterkarnium der Dolomiten (Obertrias, Italien). – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B **291**: 1–13, 6 Abb.
– (2000b): Zur Entwicklungsreihe Germanonautilus bidorsatus – G. suevicus aus dem germanischen Oberen Muschelkalk (Nautiloidea, Mitteltrias). – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B **292**:1–16, 5 Abb.
– (2015): Entgegnung zu Rein (2014) Germanonautilus im Unteren Keuper (Trias, Erfurt-Formation) – von *Trematodiscus jugatonodosus* bis *Germanonautilus bidorsatus*. – Semana **30**: 55–56.
Urlichs, M. & R. Mundlos (1984): Revision von Germanonautilus aus dem germanischen Muschelkalk (Oberanis-Ladin). – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B **99**: 1–43, 6 Abb., 5 Taf.
Willmann, R. (1985): Die Art in Raum und Zeit. – Berlin, Parey, 207 S.
Zimmermann, E. (1892): Ein neuer Nautilus aus dem Grenzdolomit des thüringischen Keupers (*Trematodiscus jugatonodosus*). – Jahrbuch der Königlich Preußischen Geologischen Landesanstalt und Bergakademie zu Berlin für das Jahr 1889 **10**: 322–327, Taf. XXVII.

Anschrift des Autors

Siegfried Rein
Hubertusstraße 69
99094 Erfurt

Aronsen, A. & T. Læssøe (2016): The genus *Mycena* s.l. (Fungi of Northern Europe; 5). – Narayana Press, Gylling, Denmark, 373 S., zahlr. Abb., ISBN 978–87–983581–2–1, Preis: 75,– €.

In der Reihe „Fungi of Northern Europe“ erschien als 5. Bd. eine sehr gut gelungene Übersicht zu den helmlingsartigen Pilzen. Auf 373 Seiten werden die aktuellen Erkenntnisse zu dieser Pilzgruppe zusammengefasst, wobei nicht nur auf die Helmlinge im engeren Sinn (Gattung *Mycena*), sondern auch auf die Unterschiede zu anderen helmlingsartigen Gattungen hingewiesen wird.
Nach der Einführung werden im Abschnitt „Material und Methoden“ alle für die Gattung *Mycena* notwendigen Charakteristika aufgeführt und ab S.34 helmlingsähnliche Gattungen (z. B. *Resinomycena, Roridomyces, Delicatula, Baeospora, Chrysomphalina, Fayodia, Hemimycena, Hydropus*) beschrieben und durch vorzügliche Fotos ergänzt. Ein Bestimmungsschlüssel erleichtert dem Pilzfreund den Zugang zu diesen Gattungen.
Die Gattung *Mycena* wird einmal hauptsächlich nach auffälligen Makromerkmalen und in einem zweiten Schlüssel nach Mikromerkmalen zugänglich. Ab S. 78–333 folgen 115 ausführliche Beschreibungen, mit hervorragenden Fotos der Autoren und weiterer Mykologen. Danach wird auf neu beschriebene, bisher selten nachgewiesene oder zweifelhafte Angaben zu Helmlingsarten eingegangen. Ein umfangreiches Literaturverzeichnis und ein Index zu den Arten erleichtern dem Leser ein weiteres Studium der *Mycena*-Arten. Das Buch ist allen in englischer Sprache kundigen Pilzfreunden sehr zu empfehlen und lädt zur Beschäftigung mit der so oft vernachlässigten Gattung *Mycena* geradezu ein.

Jürgen Miersch

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: 2016

Band/Volume: 35

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

Artikel/Article: Germanonautilus bidorsatus und ?Germanonautilus tridorsatus (Nautiloidea) aus dem Oberen Muschelkalk (Mitteltrias, Anis - Ladin). Teil 1: Speziation, Ontogenese und Phylogenese 31-65