

Speziation, Phylogenie und Ontogenie der Biospezies *Ceratites nodosus* und das Chronospezies-Konzept

SIEGFRIED REIN

Zusammenfassung

Die Biospezies *Ceratites nodosus* entstand im mittleren Illyr durch phylogenetische Aufspaltung einer bislang unbekanntem heterogenen Stammart. Sie immigrierte aus der Neotethys über die neu entstandene „Rheinische Pforte“ in das Muschelkalkmeer. Nach ihrer reproduktiven Isolation im Oberen Muschelkalk erfolgt die Entwicklung unter endemischen Verhältnissen. Die Evolution verlief in einer durchgehenden Formenreihe ohne weitere Aufspaltung und endete mit dem nachkommenlosen Aussterben. Alle sich zeitlich in ihr ablösenden Chronospezies sind subjektiv definierte „Zeitformen“. Durch die Morphen „E“ und „P“ ist die Formenreihe durchgängig zweigeteilt. Dieser gleichbleibende Merkmalsunterschied wird als Geschlechts-Dimorphismus gedeutet. Auf die Problematik der Phylogenie der Biospezies *Ceratites tornquisti* als Schwesterart in der Sephardischen Faunenprovinz wird verwiesen.

Abstract

The biospecies *Ceratites nodosus* developed in the Middle Illyrian by the phylogenetic splitting of a so far unknown heterogenous progenitor. This species immigrated from the Neotethys passing via the newly opening „Rheinische Pforte“ into the Muschelkalk sea. After its reproductive isolation in the Upper Muschelkalk *C. nodosus* developed under endemic conditions. The evolution took its course in an uninterrupted succession of types without further splitting and came to an end by its extinction without successors. All of the chronospecies relieving one another in time are subjectively defined ‘time types’. The line of types is continuously bipartite by so called e- and p-morphs. This invariable difference of features is interpreted as sexual dimorphism. The problem of the phylogeny of the biospecies *Ceratites tornquisti* as a sister species in the Sephardic faunal province is referred too.

Key words: Middle Illyrian, Muschelkalk, German Faunal Province, Rheinische Pforte, Ammonoidea, biospecies, chronospecies, phylogeny, ontogeny, sexual dimorphism, *Ceratites nodosus*, *Ceratites tornquisti*

1. Einleitung

Bisherige Vorstellungen von der Ceratiten-Phylogese beruhen auf der Anwendung eines eng gefassten typologischen Artkonzeptes. Die auf SCHRAMMEN (1928) basierte Form der Bearbeitung führte in den folgenden Jahren zu einer ständig wechselnden willkürlichen Untergliederung der germanischen Ceratiten in zwei Gattungen und sieben Untergattungen mit über 50 Arten und Unterarten. Typologisch festgelegte Arten sind keine natürlichen Einheiten; sie entstehen scheinbar unvermittelt und erlöschen genau so plötzlich wieder. Sie entwickeln sich evolutionär nicht weiter. Typologisch festgelegte Arten eignen sich jedoch für die Biostratigraphie scheinbar als ideale Zeitmarker. So wechselten beispielsweise bei UR- LICHS (1993) allein in drei Biozonen Individuen aus zwei Gattungen, vier Untergattungen, acht Arten und sechs Unterarten und vermittelten damit den Eindruck einer akribischen stratigraphischen Abfolge. Allerdings steht auf diese Weise das typologische Artkonzept außerhalb der Evolutionstheorie.

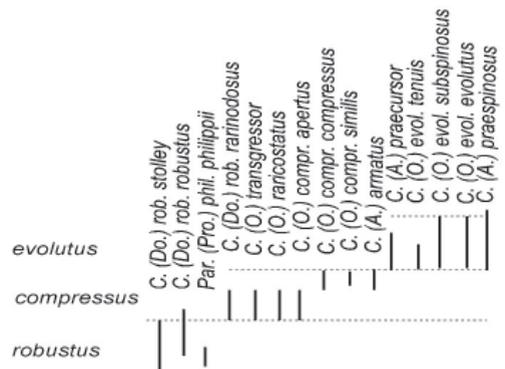


Abb. 1: Biostratigraphie nach UR LICHS 1993
 Es bedeuten: C. = Ceratites; Do. = Doloceratites; Par. = Paraceratites;
 Pro. = Progonoceratites; O. = Opheoceratites; A. = Acanthoceratites;

Die Paläontologie hat als vorrangig biologische Wissenschaft im Rahmen der Evolutionsforschung jedoch die Zielstellung, stammesgeschichtliche Abläufe offen zu legen.

In der Phylogenetik werden geschlossene Fortpflanzungsgemeinschaften als „Arten im Sinne des Biospezies-Konzeptes“ begriffen. Voneinander sind verschiedene Biospezies mit im Organismus liegenden Mechanismen durch Fortpflanzungsisolation getrennt. Sie verhindern die Erzeugung fruchtbarer Bastarde zwischen zwei Arten. Von außen herbeigeführte Fortpflanzungsisolation, z. B. geographische Separation von Populationen, führt zur Aufspaltung von Evolutionslinien. Eine auf diese Weise erlangte „reproduktive Isolation“ ist Voraussetzung für die Artbildung. Nur eine solche Gruppe von Populationen, die fortpflanzungsmäßig von anderen solchen Gruppen isoliert ist, bildet im Sinne des biologischen Spezies-Konzeptes eine Art, nämlich eine Biospezies. „Wenn aber solche „Biospezies“ reale und objektiv bestehende Naturgegebenheiten sind, dann muss das entsprechende Konzept zwangsläufig auch für die Paläontologie verbindlich sein“ (WILLMANN 1985). Das sukzessive Auftreten reproduktiver Isolation ist der grundsätzliche Ursprung der Phylogenese. Im epikontinentalen Muschelkalkmeer kann mit vielen Adaptationsstufen die phylogenetische Entwicklung der Biospezies *Ceratites nodosus* beispielhaft vorgeführt werden.

2. Paläogeographie der Mitteltrias (Muschelkalk)

2.1 Das Muschelkalkmeer

Das Muschelkalkmeer erstreckte sich im germanischen Becken von Polen über Deutschland bis nach Frankreich und die nördliche Schweiz. Der nördliche Küstenrand ist geschlossen und das Becken im Süden durch die Vindelizisch-Böhmische-Masse und das Karpatenvorland zum Palaeothys-Ozean getrennt. Im Raum der zwischen eurasischer Platte und Gondwana liegenden Palaeothys wirkten Kompressions- und Dehnungskräfte. So entstand bereits im Oberperm zwischen dem sich vom Nordostrand Gondwanas lösenden Cimmeria die Neothethys. In der Trias wurde die Palaeothys unter das nordwärts schiebende Cimmeria subduziert. Mit dem allmählichen Verschwinden der Palaeothys

entstanden ständig neue Meeresteile wie Küre, Meliata, Maliac und Pindos mit eigenen spezifischen Lebensräumen. Großräumige klimatisch/tektonisch verursachte eustatische Schwankungen des Meeresspiegels und regionale/lokale tektonische Ereignisse bestimmten den Verlauf von Transgressionen und Regressionen. So entstanden jeweils vorübergehend geöffnete Verbindungen zwischen dem offenen Ozean und dem epikontinentalen Muschelkalkmeer. Diese temporären Meeresspforten ermöglichten Faunenwanderungen in den neuen Lebensraum und Artbildungen unter endemischen Bedingungen.

2.2 Stammartsuche, Zeitfenster und Migrationswege

Das Muschelkalkmeer entstand im Unteren Muschelkalk (Abb. 2a) durch Flutung des germanischen Beckens über die Ostkarpatische Pforte (1) und später die Schlesisch-Mährische Pforte (2). In der Zeit bis zum mittleren Anis erfolgte der Faunenaustausch mit den asiatischen und alpinen Faunenprovinzen. Die stratigraphische Korrelation der großräumigen geologischen und paläontologischen Veränderungen ist nur mit Conodonten möglich (NARKIEWICZ & SZULC 2004).

Nach der Schließung der Pforten kam es zu einer Unterbrechung des Wasseraustauschs. Wegen dem durch erhöhte Verdunstung verursachten Anstieg der im Meerwasser gelösten Salze erloschen im Mittleren Muschelkalk die Lebensbedingungen.

Der Obere Muschelkalk (Abb. 2b) beginnt mit einer tektonisch neu entstandenen Meeresverbindung („West Gate“ SZULC 2000 = „Alemannische Pforte“ BACHMANN et. al.2010) am Schweizer Oberrhein (3). Der Zeitpunkt Unteres Illyr ist mit der Immigration des Nautiliden *Germanonutilus salinarius* MOJSISOVICs aus der Austroalpin-Dinarischen Faunenprovinz (Schreyeralp – Han Bulog = A) stratigraphisch exakt belegt (OCKERT 1991). Nach erfolgter reproduktiver Isolation wird seine Phylogenese als Biospezies *Germanonutilus bidorsatus* ein Modellfall (REIN 2016). Ammonoideen wie *Arcestes* sp. die in die neu entstandene Germanische Faunenprovinz immigrierten (Abb. 3) konnten sich nicht integrieren.

Die von PARNES (1986) als *Germanonutilus salinarius* MOJS. bezeichnete Art aus dem Illyr des Faunenraums

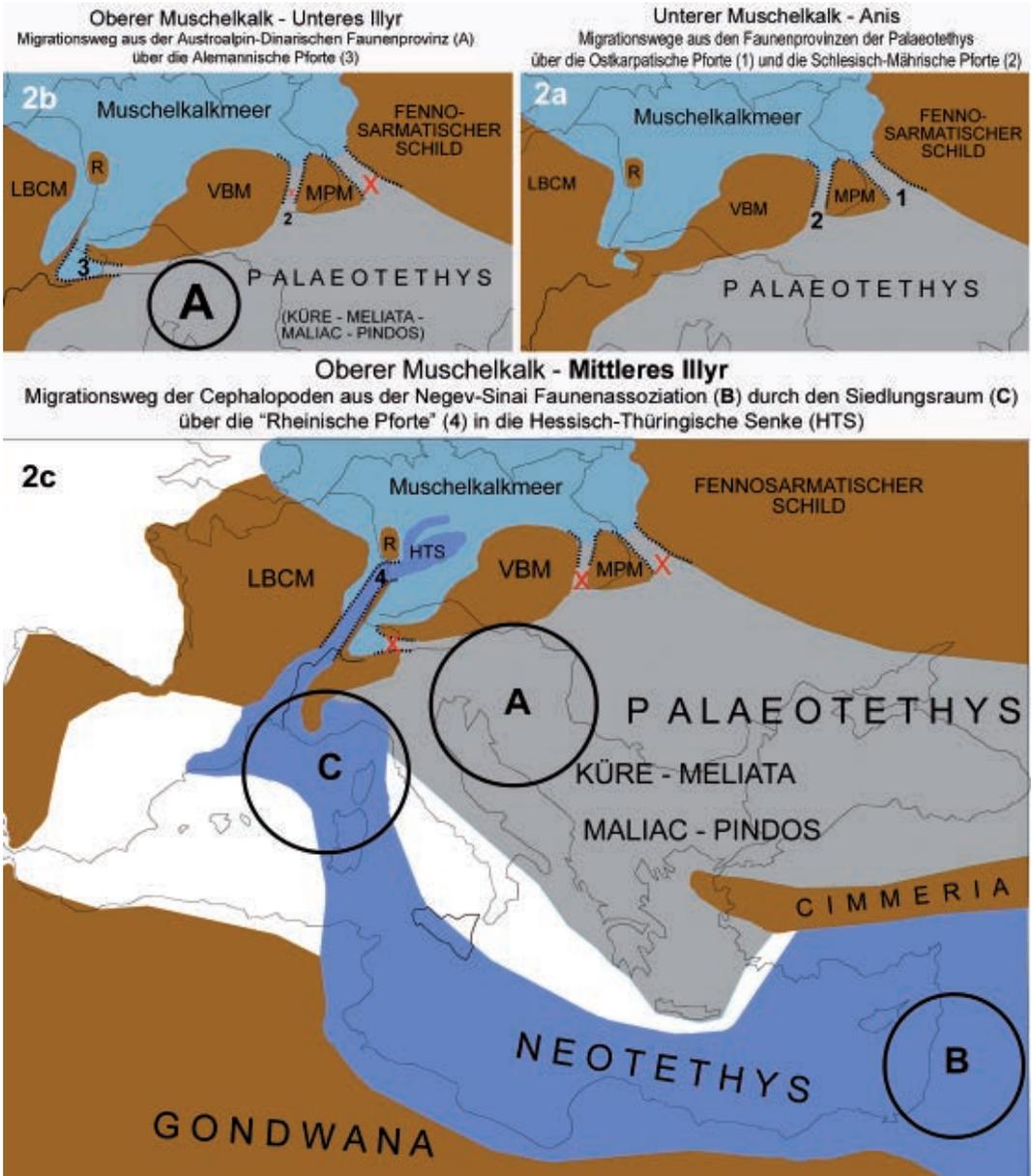


Abb. 2: Migrationswege der Cephalopoden

LBCM - London-Brabant-Central Massiv; R - Rheinisches Massiv; HTS - Hessisch-Thüringische Senke; VBM - Vindelizisch-Böhmisches Massiv; MPM - Malo Polska Massiv; Palaeotethys - tektonisch heterogen zergliedertes großes Meer mit ozeanischen und kontinentalen Krustenteilen, in der Mitte mit dem Maliak Ozean und Meliata Ozean, dem Pindos-Riftbecken im Süden, dem Küre-Ozean im Nordosten, sowie im Norden zur Böhmischem Masse in ein Schelfmeer übergehend. Die im Süden durch Cimmeria getrennte Neotethys transgrediert von Arabien nach Westen; 1 - Oskarpatische Pforte; 2 - Schlesisch-Mährische Pforte; 3 - Alemannische Pforte; 4 - Rheinische Pforte; A = Austroalpin-Dinarische Faunenprovinz; B = Faunengebiet Negev-Sinai; C = Provence-Vicentin-Sardinien als Siedlungsraum der heterogenen Ceratitenpopulationen.

(B) zwischen Negev und Sinai ist synonym zu der Stammart des ?*Germanonautilus tridorsatus* BÖTT. aus der Germanischen Faunenprovinz.

Der Nachweis der geographischen Herkunft der Stammart (REIN 2016) bedingt eine tektonisch basierte Rekonstruktion seines marinen Wanderweges. Er führte entlang eines sich im Illyr öffnenden Riftsystems über den Rhone-Rhein Graben (4) in die Hessische Depression. Für diesen marinen Übergang der Neotethys in das Muschelkalkmeer (Abb. 2c) wird der Begriff „Rheinische Pforte“ vorgeschlagen. Aus der gleichen Negev-Sinai-Faunenassoziation immigrierten zeitgleich auch heterogene Ammonoideen Populationen in die Hessisch-Thüringische Senke (HTS). Die Herkunft der Stammart von ?*G. tridorsatus* (B) belegt den tektonisch geschaffenen Wanderweg und die zeitgleich immigrierten Ceratiten stratigraphisch exakt den Zeitpunkt der Immigration (Abb. 3).

Für die Besiedlung der Hessisch-Thüringischen Senke von Westen über die „Rheinische Pforte“ im Mittleren Illyr sprechen folgende Fakten:

- Alle Fundpunkte der frühen flexuosen Morphen befinden sich ausschließlich im Muschelkalk-Becken der Hessisch-Thüringischen Senke in der Fazies der Meißner Formation.
- Die Phylogenese der Biospezies *Ceratites nodosus* beginnt einen Meter über der *Tetractinella*-Bank mit auffallend heterogenen flexuosen Morphen.
- Die ersten flexuosen Morphen erreichen SW-Deutschland stratigraphisch erst 6 Meter darüber (REIN 2007). Sie können deshalb keinesfalls von Süden über die Alemannische Pforte eingewandert sein.
- Die Immigration von Westen über die „Rheinische Pforte“ erklärt damit den bislang rätselhaften Nachweis der ältesten flexuosen Ceratiten im Beckeninieren.

3. Die Biospezies *Ceratites nodosus*

3.1 Artentstehung durch reproduktive Isolation

Die Einwanderung heterogener Ceratiten-Populationen aus der Neotethys über die „Rheinische Pforte“ in das neue Milieu der germanischen Faunenprovinz hatte ihre geographische Trennung von ihren Verwandten zur Folge. Das entspricht der evolutiven Aufspaltung

der Populationen der sephardischen Stammart in zwei Tochterpopulationen (Abb. 11). Nach Schließung der „Rheinischen Pforte“ und damit zeitlich erfolgter reproduktiver Isolation verhalten sich die Individuen der voneinander getrennten Populationen der Tochterarten wie Biospezies zueinander. Zu dieser „äußeren“ Trennung kommt ergänzend auch eine „innere“ Fortpflanzungsisolierung. Im Sinne des biologischen Art-Konzeptes wird die eine Tochterart zur Biospezies *Ceratites nodosus* und die andere Tochterart die Biospezies *Ceratites tornquisti*. Biospezies existieren vom Zeitpunkt der Speziation bis zu ihrer erneuten Aufspaltung in getrennte Tochterarten oder sie sterben, wie *Ceratites nodosus*, am Ende nachkommenlos aus (HENNIG 1966, WILLMANN 1985, Abb. 10).

Die Vorstellung von der Möglichkeit eines zwischenzeitlichen Aussterbens und nahtloser Wiedereingliederung neuer Immigranten in die Phylogenese (KLUIG et al. 2005) oder eines beliebigen Aus- und Wiedereinwanderns (URLICHS 1997, 1999) in den alten Lebensraum der gleichen Art ist deshalb unbiologisch und irreal.

3.2 Methode und Messwerte

Die Schwerpunktverlagerung der Merkmalerfassung erfolgte mit dieser und vorangegangenen Arbeiten vom Einzel-Individuum auf die Variabilität auf der Populationsebene. Voraussetzung für den komplexen statistischen Erhalt relevanter Daten sind große Individuenzahlen aus exakt horizontalen Aufsammlungen. Die Ergebnisse der auf diese Weise ausgewerteten spezifischen Parameterwerte von insgesamt 5649 Individuen aus neun Biozonen (Abb. 3) wurden von REIN (1988a/b; 1999; 2000; 2003; 2004; 2006; 2007; 2010; 2011) publiziert.

Gehäuseparameter sind phänotypische Merkmale:

Außenspirale ($As = D2/D1$); Innenspirale ($Is = Nw1/D1$); Gehäusequerschnitt ($Q = [b/h] * 100$); Scheibenzunahme ($S = [h/D] * 100$); Windungszunahme ($W = [h3/h1]*100$) und Wohnkammer-Index ($WI = Q1/Q2$).

Phragmokonparameter sind ontogenetische Merkmale:

Anzahl der Septen (A), Drängungs-Index (DI) und Wachstums-Index (WI). Mit den Werten „a“, der gemittelten Röhrenhöhe auf diesem finalen Phragmokon-Abschnitt „h5“ $[= (h2+h2+h3)/3]$ und der Formel

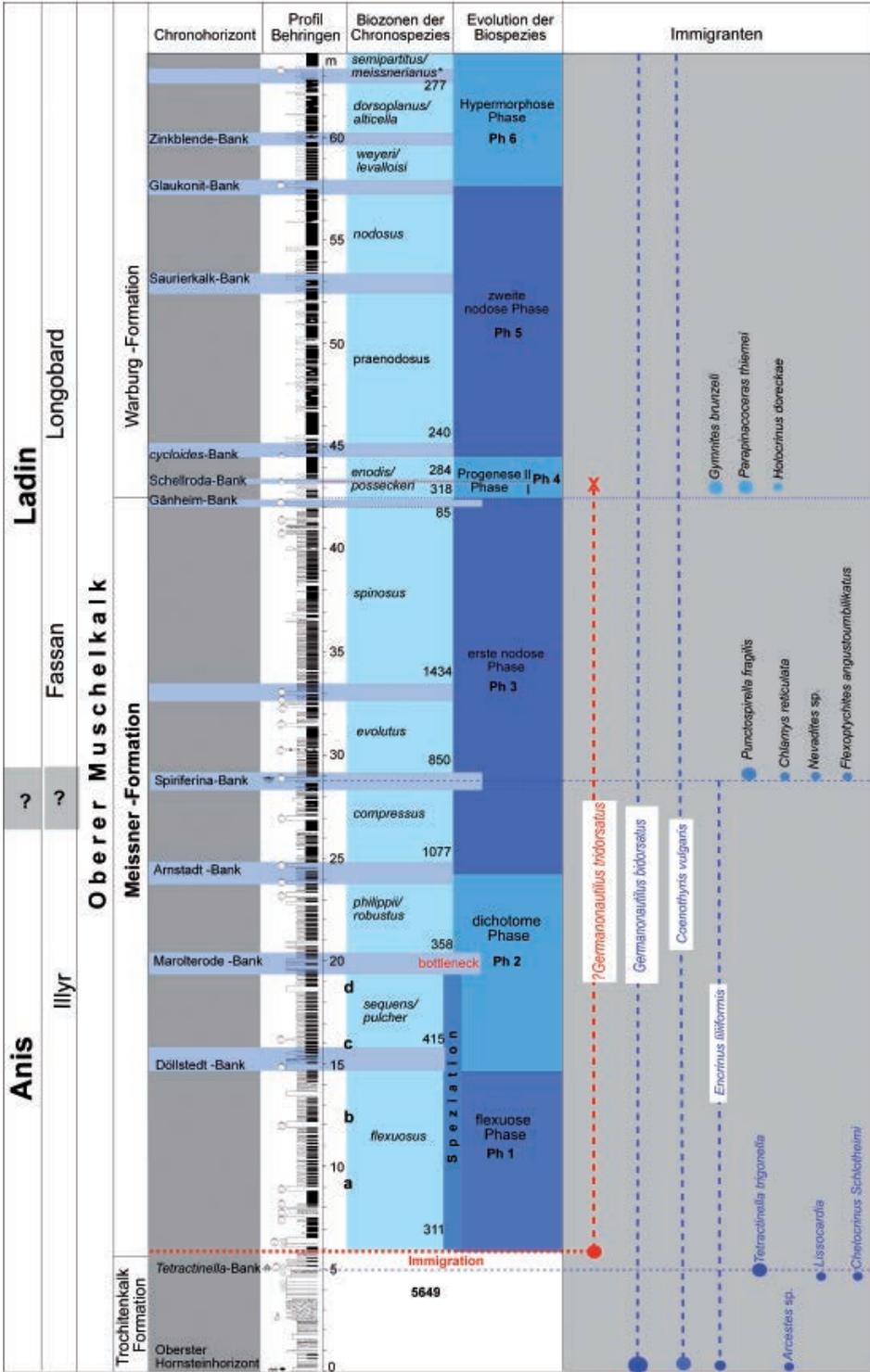


Abb. 3: Biostratigraphische Gliederung des Oberen Muschelkalkes in Thüringen mit Ceratium.

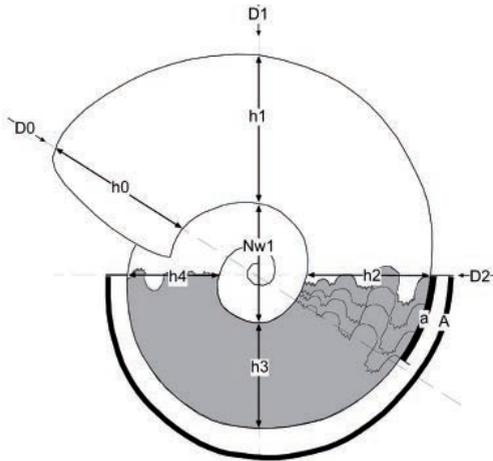


Abb. 4: Messwerte

$(a/h5)/3$ wird der relativierte Anteil eines Septums in der letzten Lebensphase eines Individuums ermittelt. Dieser Drängungs-Index objektiviert den subjektiven Begriff „sekundäre Lobendrängung“. Mit den Werten „A“, der mittleren Röhrenhöhe auf diesem Phragmokon-Abschnitt „ $h6 (= h2+h3+h4)/3$ “, dem Wert „G“ und der Formel $(A/h6)/G$ erhält man den relativierten Anteil eines Septums des letzten halben Umlaufes.

Die Phragmokon-Parameter ermöglichen Aussagen und Vergleiche zum Verlauf der Ontogenie eines Individuums und die statistischen Mittelwerte aller Individuen einer Population den evolutiven Trend einer Chronospezies. Mit diesen dynamischen Indikatoren wird der Steinkern zu einem fossilen Lebewesen.

Genotypische Merkmale der Immigranten sind phänotypisch sichtbare gruppenspezifische Bildungen. Sie ermöglichen Rückschlüsse auf Rekombinations-Vorgänge im Genpool.

3.3 Der Speziationsprozess der Biospezies *Ceratites nodosus*

Die Immigration der Ceratiten über die „Rheinische Pforte“ in das Muschelkalkmeer erfolgt zeitgleich mit der einsetzenden Tonplattenfazies im Hangenden der *Tetractinella*-Bank der hessisch-thüringischen Senke. Ihr Integrationsverhalten ergibt sich aus Parametern von 726 Individuen der *flexuosus*- und *sequens/pulcher*-Zone (REIN 2007).

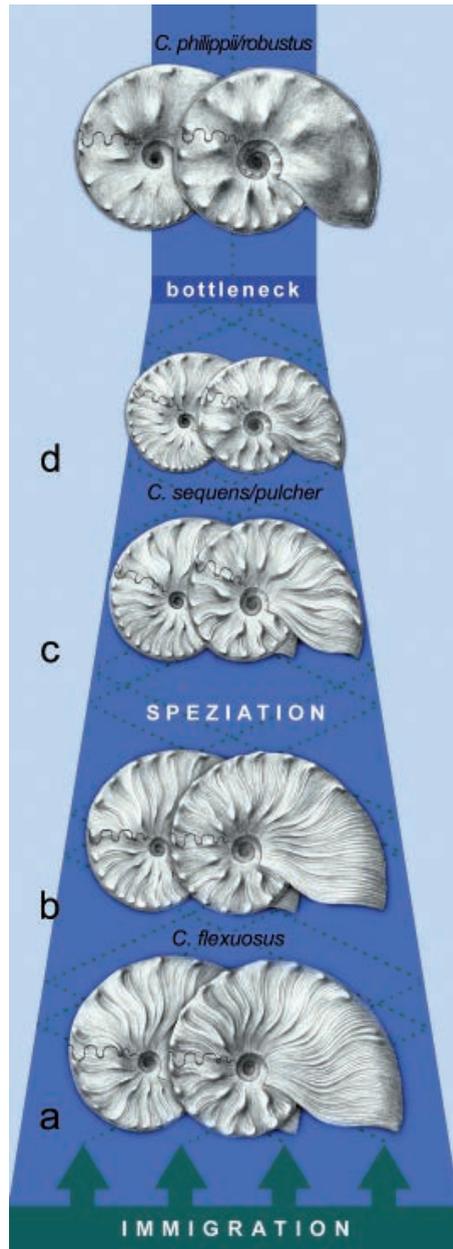


Abb. 5: Im Zeitraum von „a“ bis „d“ vollzieht sich beim Speziationsprozess ein grundlegender Morphologiewandel. Durch Verkürzung der Ontogenie gehen die ursprünglichen Skulpturmerkmale der Wohnkammer (Skulpturabschwächung und einfach-sichelrippige Skulptur) verloren. Die Länge der durch ihre ungewöhnliche Windungshöhe ($W < 50$) auffallenden Wohnkammer verringert sich von 200° auf 180° . Das Gehäuse erscheint kreisrund und entspricht der Morphologie des dichotom skulpturierten Phragmokons der Immigrant-Populationen. Zeichnung: S. Brandt

Danach erstreckt sich der komplexe Speziationsvorgang der Immigranten über zwei Biozonen. Er kann mit statistisch erfassten morphologisch/physiologischen Veränderungen in vier Zeitabschnitten (Abb. 3, a–d) sichtbar gemacht werden. Diese weitere Untergliederung wurde durch die exakt horizontierte Bergung der Belege ermöglicht.

Die Phänotypen des Zeitraums „a“ sind mit gruppenspezifischen Gehäuse-Merkmalen auffallend heterogen. Dazu zählen Morphen mit kleinem oder großem Gehäusequerschnitt, variabler Innenspirale (Nabelweite), kräftig bis deutlich abgeschwächter nodos sichelförmiger Lateralskulptur auf der Wohnkammer und einer marginal kantigen oder gerundeten Schale.

Die bis 10 cm großen Gehäuse haben eine Wohnkammerlänge von 200° mit einer ungewöhnlichen Zunahme der Windungshöhe. Der Phragmokon ist dichotom skulpturiert.

Beim Morphologiewechsel vom Zeitabschnitt „a“ nach „d“ verkürzt sich die Wohnkammer von 200° auf 180° . Dabei wird das Gehäuse annähernd kreisrund und die anfangs einfach-sichelförmige Skulptur der Wohnkammer hat nun die dichotome Skulpturierung des Phragmokon der Immigranten. Das entspricht einer Verkürzung der Individualentwicklung. Auf diese Weise entstehen zwei mit ihrer unterschiedlichen frühontogenetischen Entwicklung morphologisch gut unterscheidbare Zeitformen (Abb. 5).

In allen vier Zeitabschnitten sind die Parameterwerte so breit gefächert, dass es bei der graphischen Darstellung zu einer Verteilung mit mehreren Spitzen kommt. Das Fehlen der Normalverteilungen und die breite Streuung über den gesamten Wertebereich ist ein Beleg für eine völlig uneinheitliche Zusammensetzung in den Populationen beider Biozonen. Sie könnte mit einem unterschiedlichen Verwandtschaftsgrad der Individuen gedeutet werden.

Vom Zeitabschnitt „d“ zur *philippii/robustus*-Zone kommt es graduell zu Normalverteilungen der Parameterwerte. Diese Stabilisierung der Merkmalsunterschiede dokumentiert mit dem Erreichen eines genetischen Flaschenhalses („bottleneck“) die Bildung eines eigenen beständigen Genpools. Die dimorphen Individuen der Populationen in der *philippii/robustus*-Zone besit-

zen gemeinsam als erste eine für die Normalverteilung der Gehäuseparameter bedingt optimierte Variationsbreite. Die phänotypisch verschiedenen Formen *C. philippii* (Typ „E“) und *C. robustus* (Typ „P“) werden als Merkmal für Sexualdimorphismus einer Chronospezies interpretiert. Im Chronohorizont der Marolterode-Bank ist damit der Speziationsprozess der Biospezies *Ceratites nodosus* abgeschlossen.

3.4 Rekombination und Bastardierung

Zu den Besonderheiten der bereits morphologisch auffallend heterogenen Immigranten des Zeitabschnittes „a“ gehören weitere gruppenspezifisch genotypische Gehäusemerkmale. Dazu zählen Morphen mit sowohl ammonitischer und ceratitischer Sutur, medianem Fadenkiel und unterschiedlich stark ausgeprägter Ventrialskulptur.

Das ungewöhnlichste, genetisch aber aussagekräftigste genotypische Merkmal einiger Immigranten ist die ammonitische Lobenlinie mit gekerbten Sätteln.

Innerhalb der heterogenen Folge von Fortpflanzungsgemeinschaften verringert sich der prozentuale Anteil von Individuen mit ammonitischer Lobenlinie von anfangs 23% im Zeitraum „a“ auffallend schnell auf 3,5% im Zeitraum „d“. Der rasche Abbau dieser ammonitischen Sutur in den Populationen deutet darauf hin, dass es sich um ein rezessives, zumindest aber von der Selektion nicht begünstigtes Merkmal handelt.

Bereits im Zeitabschnitt „a“ ist der prozentuale Anteil an Sutur-Bildungen mit aufsteigender Kerbung der Sattelhäse und Einzelzacken ungewöhnlich groß. Er könnte mit Rekombinations-Vorgängen innerhalb der Immigranten-Gruppen gedeutet werden.

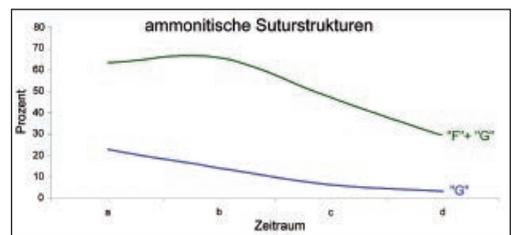


Abb. 7: Merkmal ammonitische Sutur: „G“ = ammonitische Sutur; „F“ = Einzelzacken und aufsteigende Kerbung der Sättel. Mittelwerte „G“/„F“ in Prozent: „a“ = 23/40 ($\Sigma = 63\%$) - „b“ = 14/52 ($\Sigma = 66\%$) - „c“ = 6,5/40,5 ($\Sigma = 47\%$) - „d“ = 3,5/26 ($\Sigma = 29,5\%$)

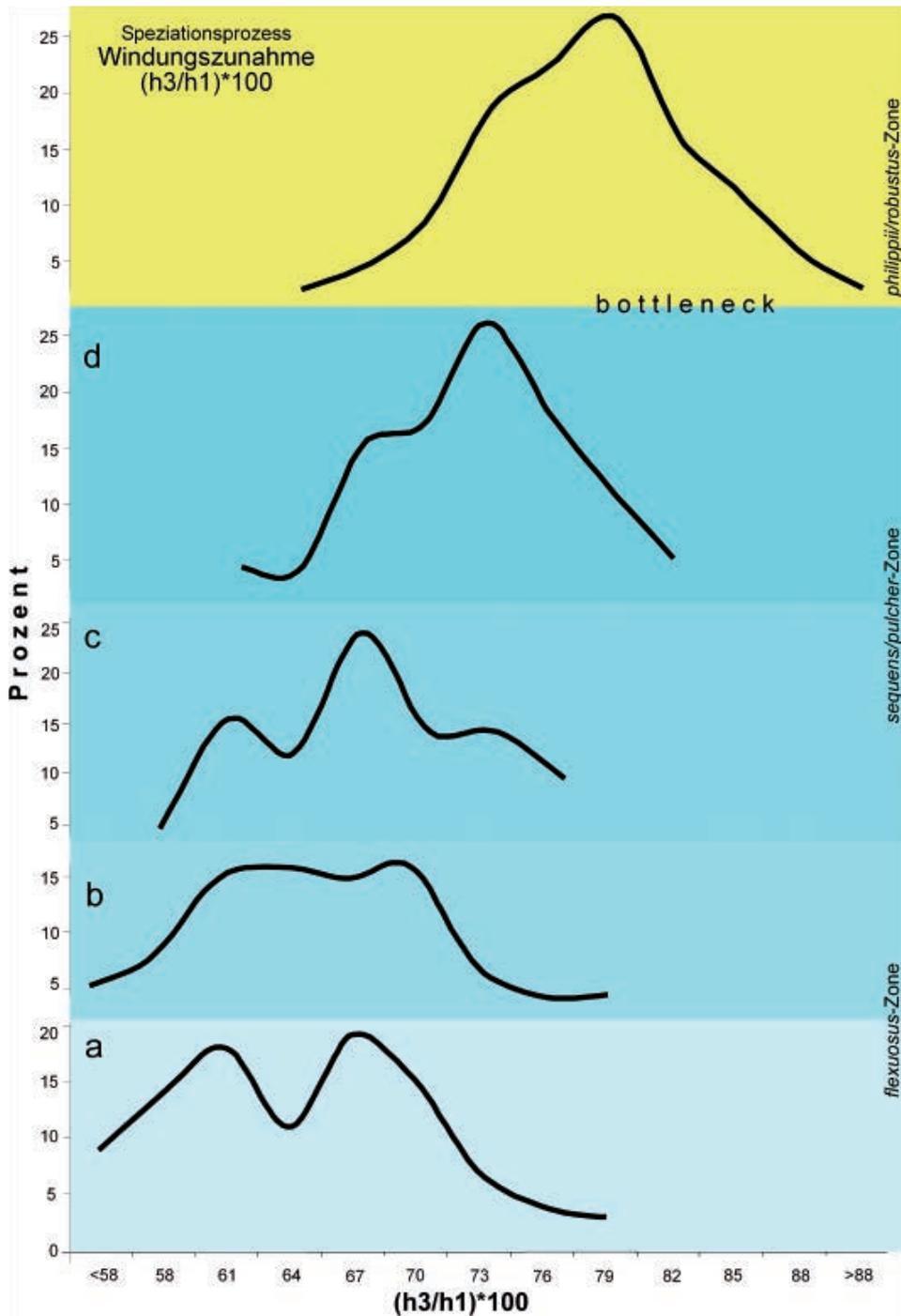


Abb. 6: An der breit gefächerten Verteilung der Parameterwerte ist die heterogene Zusammensetzung der Immigranten-Populationen gut zu erkennen. Der Evolutionsverlauf wird in der Zeitfolge von „a“ nach „d“ direkt sichtbar. Die Normalverteilung der Parameterwerte in der *philippii/robustus*-Zone ist ein Beleg für die erworbene genetische Stabilität im Speziationsprozess.



Abb. 8: *Ceratites sequens* mit ammonitischer Suture aus dem Zeitraum „d“; D2 = 6,5 cm, FO: Bucha, Slg. S. Brandt

Insgesamt reduziert sich der hohe Anteil ammonitischer Lobenlinien-Strukturen in der *flexuosus*-Zone auf ein Drittel bis zum genetischen Flaschenhals. Wie nachhaltig dieses Merkmal im Genpool der Biospezies trotzdem erhalten bleibt zeigen die rezessiven Anteile ammonitischer Suture-Strukturen von 17% in der *compressus*-Zone, 12% in der *evolutus*-Zone, und jeweils 6% in der *spinusosus*- und der *enodis/posseckeri*-Zone.

Ein weiteres genotypisches Gehäusemerkmal ist der mediane Fadenkiel.

Den „Fadenkiel“ brachten ca. 70% der Immigranten als genotypisches Merkmal in die neu entstandene Fortpflanzungsgemeinschaft. Der Merkmalsanteil reduziert sich anfangs nur allmählich und verkleinert sich in Phase „d“ auf 35%. Dieser Wert bleibt in der *philippii/robustus*-Zone konstant und geht danach bis zur *enodis/posseckeri*-Zone auf 7% zurück.

Ein weiteres genotypisches Gehäusemerkmal ist die Ausbildung ventraler Skulpturelemente.

Zwei Drittel der Immigranten brachten die Ausbildung unterschiedlich kräftiger ventraler Skulpturelemente als genotypisches Merkmal in die neue Fortpflanzungsgemeinschaft. Der Merkmalsanteil verringert sich anfangs nur geringfügig. Auffällig ist der Rückgang um 50% im Zeitraum „d“ auf einen Gesamtanteil von 28,5%. Dieser prozentuale Anteil bleibt im Genpool bis zu den Ceratiten der *spinusosus*-Zone annähernd konstant erhalten (REIN 2004) und geht erst in der *enodis/posseckeri*-Zone auf 12% (REIN 2011) zurück.

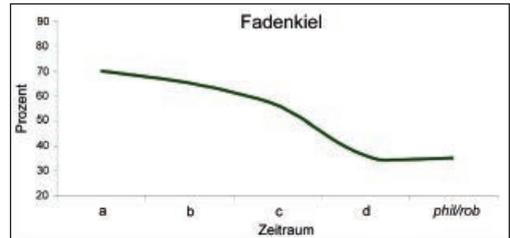


Abb. 9: Merkmal Fadenkiel. Mittelwerte: „a“ = 70%; „b“ = 65%; „c“ = 56%; „d“ = 35%; „phil/rob“ = 35%

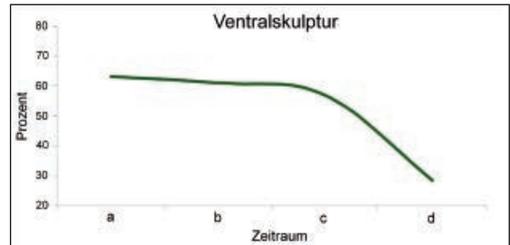


Abb. 10: Merkmal Ventralskulptur. Mittelwerte: „a“ = 63%; „b“ = 61%; „c“ = 57%; „d“ = 28,5%

Die phasenweise Entfaltung und Vermischung genotypischer Merkmale durch Rekombinations-Vorgänge beim Integrations-Prozess belegt nach dem vollständigen oder lokalen Wegfall von Isolationsbarrieren die Fähigkeit gemeinsamer sexueller Reproduktion. Alle gruppenspezifischen genotypischen Merkmale bleiben bis zum Aussterben der Biospezies *Ceratites nodosus* ein rezessiver Bestandteil des Genpools.

Mit dem Nachweis mehrerer genotypischer Merkmale (Fadenkiel, ventrale Rippelbildung und gekerbte Sättel) auf dem Steinkern eines *C. spinusosus* Individuums (REIN 2004) wird diese Aussage bestätigt.

4. Das Chronospezies-Konzept

4.1 Die Chronospezies

Vom Zeitpunkt der geographischen Separation der in das Muschelkalkmeer immigrierten Ceratiten-Populationen verläuft die zeitliche Abfolge in Fortpflanzungsgemeinschaften unter endemischen Bedingungen. Seit WAAGEN (1866) wird auch in der Ammonitenforschung die zeitliche Abfolge von Populationen, bei denen ein deutlich gegliederter morphologischer Wan-

del erkennbar ist, als Formenreihe bezeichnet. Die Individuen solcher Formenreihen lassen sich in mehrere, zeitlich einander ablösende Zeitformen (= „Chronospezies“) untergliedern. Jede Grenzziehung zwischen zwei solchen „Zeitformen“ ist in jeder Beziehung „unbiologisch“, denn ihre Position wird beliebig bzw. willkürlich festgelegt (WILLMANN 1985). Alle auf diese Weise morphologisch determinierten „Chronospezies-Begriffe“ in einer Formenreihe sind subjektive Gruppenbildungen oder Klassen auf der Grundlage naturgegebener Ähnlichkeiten. Die immer künstlich gezogene Linie am Beginn einer Chronospezies kennzeichnet gleichzeitig das Ende der vorherigen „Zeitform“. Dabei handelt es sich weder um einen Artbildungsvorgang noch um ein Aussterbeereignis, sondern lediglich um einen normalen Übergang zwischen zwei Generationen ein und derselben evolutionären Einheit. „Chronospezies“ einer Formenreihe sind deshalb keine real-objektiven Einheiten und damit ohne Anspruch auf Anerkennung als biologische Art.

In der geschlossenen Formenreihe der Biospezies *Ceratites nodosus* erfolgt der morphologische Wandel in den **Chronohorizonten** zwischen den Biozonen. Die Änderung von Skulpturmerkmalen vollzieht sich in den Generationenfolgen der Populationen in diesem Zeitabschnitt und erklärt die Existenz von Übergangsformen. An der Biozonengrenze verkörpern die Individuen mit dem neuen Biozonen-Merkmal die neue Chronospezies. Vom Modus dieser einfachen Merkmalswechsel unterscheiden sich die kausal physiologisch verursachten Morphologieänderungen in den Chronohorizonten der Döllstedt-Bank, der Gänheim-Bank und der Glaukonit-Bank (Abb. 3).

Hier belegen die Merkmalsänderungen an den Phasenwechseln eine Umkehr der Individualentwicklung. Zum Verständnis dieses ungewöhnlichen Verhaltensmusters der Biospezies *Ceratites nodosus* gehört die Kenntnis der Ontogenie der Individuen.

Danach durchlaufen alle Morphen im **ersten Ontogeniestadium** einen Zustand, der anfangs völlig skulpturlos bleibt und erst zu einem späteren Zeitpunkt lediglich marginale Knötchenbildungen aufweist. Diesem skulpturlosen Abschnitt folgt mit der Ausbildung lateraler Knötchen, Knoten oder Fältchen das **zweite Ontogeniestadium**. Den lateralen Bildungen stehen marginal anfangs trichotom und später dichotome Knötchen oder Knoten gegenüber. Durch unterschiedlich langes Verhar-

ren einer Organismengruppe im ersten Ontogeniestadium entsteht eine zeitlich divergierende Morphologie. Die durchgehende Aufspaltung in zwei grundverschiedene Morphotypen ist bereits während der Speziation zu erkennen (Abb. 5). Sie ist physiologisch basiert und mit dem Verhaltensmuster beim Sexualdimorphismus rezenter Organismen vergleichbar (Abb. 16).

Mit der Ausbildung von Einfachrippen endet die Individualentwicklung der Individuen in den zwei nodosen Phasen der Evolution der Biospezies *Ceratites nodosus* in einem **dritten Ontogeniestadium** (Abb. 3). Diesem dritten Stadium entsprechen bereits die einfachen Sichelrippen auf der mit 200° überlängten Wohnkammer der Immigranten als Anpassungsmerkmal. Beim evolutiven Übergang von der flexuosen zur dichotomen Phase der *sequens/pulcher*-Zone erfolgt der Morphologie-Wechsel vom dritten in das zweite Ontogeniestadium. Diese Umkehrung des Wachstumstrends entspricht physiologisch einer Verkürzung der Individualentwicklung (Abb. 5).

4.2 Chronospezies in der evolutiven Formenreihe

Mit der reproduktiven Isolation der immigrierten Formen beginnt die zeitliche Abfolge von Populationen der Ceratiten-Phylognese in einer geschlossenen Formenreihe bis zu ihrem Aussterben. Die Evolution der Biospezies *Ceratites nodosus* kann mit der lithostratigraphischen Abfolge im Profil korreliert werden (Abb. 3). Der Merkmalswechsel der Zeitformen erfolgt nicht in den Leitbänken und ist auch kein Momentereignis. Zwischen den Ursachen, die zur Entstehung der Leitbänke und den Merkmalswechseln der Chronospezies führen, besteht jedoch offensichtlich ein Zusammenhang.

Die spezifischen Morphologiewechsel der Zeitformen erfolgen allmählich als Anpassung an ökologische Veränderungen in den Chronohorizonten. Der Zeitraum zwischen den Chronohorizonten entspricht der Biozone. Chronospezies sind somit in den Chronohorizonten Ökologie-Indikatoren und in ihren Biozonen ideale Zeitmarker. Sie ermöglichen eine exakte biostratigraphische Gliederung.

Drei Phasenwechsel widerspiegeln physiologische Anpassungen der Individuen an großräumige geologische und damit ökologische Veränderungen. Sie liegen in den Zeitabschnitten zwischen den Chronohorizonten Döllstedt-Bank und Arnstadt-Bank (**Ph 2**), Gänheim-

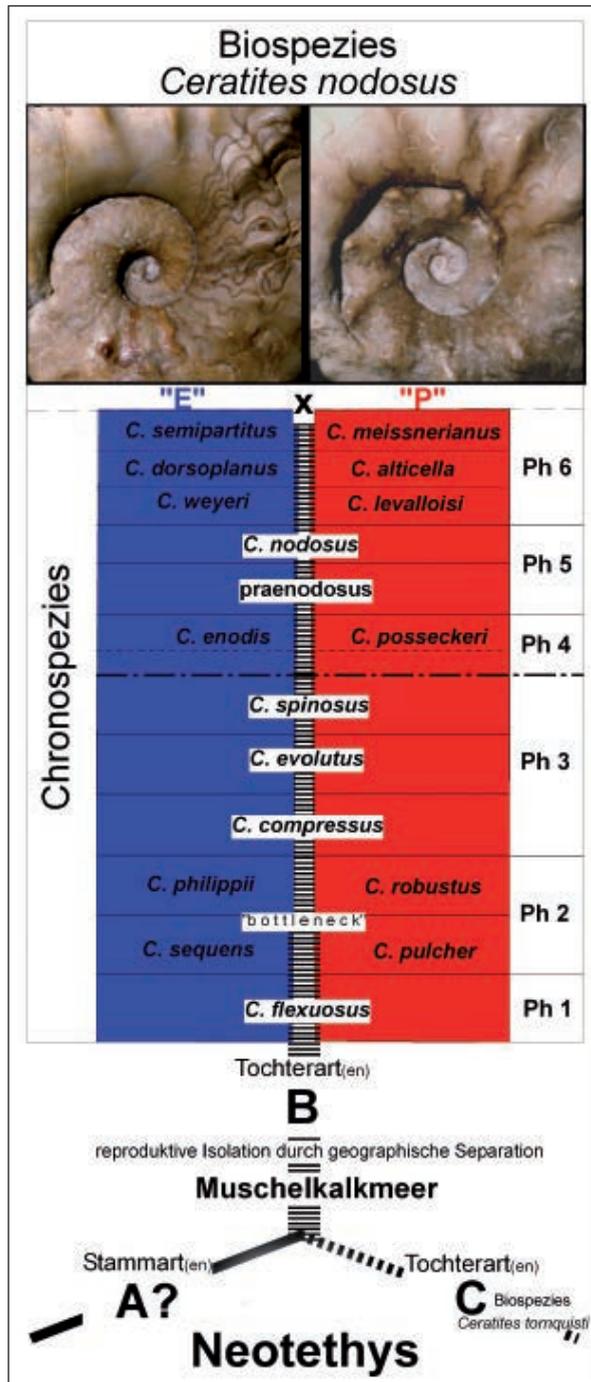


Abb. II: Nach der evolutionen Aufspaltung der Stammart(en) „A“ entwickelt sich die Tochterart „B“ zur Biospezies *Ceratites nodosus*. Ihre Phylogenese erfolgt in einer durchgehenden Formenreihe ohne weitere Aufspaltung und endet mit dem nachkommenlosen Aussterben. Alle sich zeitlich in ihr einander ablösenden Chronospezies sind subjektiv definierte „Zeitformen“. Durch die Morphen „E“ und „P“ ist die Reihe durchgängig zweigeteilt. Dieser gleichbleibende Merkmalsunterschied wird als Sexualdimorphismus gedeutet.

Bank und *cycloides*-Bank (**Ph 4**) und dem Chronohorizont der Glaukonit-Bank (**Ph 6**). In den Phasen zwei und vier reagieren die Individuen mit einer Verkürzung und in Phase 6 mit einer Streckung der Ontogeniestadien (REIN 2007).

Als erste Zeitform für die heterogenen Individuen der Zeitabschnitte „a“ und „b“ steht die Chronospezies *Ceratitis flexuosus* mit der flexuos skulpturierten Wohnkammer als Biozonenmerkmal. Der morphologische Wechsel von den einfachen Sichelrippen zu den dichotom skulpturierten Morphen der *sequens/pulcher*-Zone macht einen frühontogenetisch divergenten Gehäusebauplan sichtbar. Er wurde erstmals bei den Ceratiten der *enodis/posseckeri*-Zone erkannt (REIN 1988a) und führte zur Unterscheidung der dimorphen Typen „E“ (für *enodis*) und „P“ (für *posseckeri*) (Abb. 11). Demnach sind in Biozonen mit verkürzter Ontogenie die Dimorphen phänotypisch als zwei Formen klar zu unterscheiden.

Sie haben zwischen den Zeitabschnitten „c“ und „d“ als nominelle Morphen *C. sequens* und *C. pulcher* bis zum Erreichen des genetischen Flaschenhalses (bottleneck) auch noch keine gemeinsame Normalverteilung der Gehäuseparameter. Der langwierige Speziationsprozess der Biospezies *Ceratitis nodosus* ist erst mit der Bildung eines eigenen Genpools im Chronohorizont der Marolterode-Bank abgeschlossen. Die Dimorphen *C. philippii* und *C. robustus* sind als erste Chronospezies mit einer für die gemeinsame Normalverteilung bedingt optimierten Variationsbreite zu interpretieren.

Die ausgewählten Beispiele belegen, dass die Verteilungen mit einer Spitze auch in allen weiteren Biozonen konstant bestehen bleiben. Besonders auffällig ist das Verschieben der Mittelwerte zur *evolutus*-Zone und die danach wieder erfolgte Umkehrung (REIN 2010). Der Trendwechsel vollzieht sich allerdings nicht sprunghaft, sondern allmählich. So besitzen bereits in der mittleren *compressus*-Zone 16% der Individuen schon Merkmale der Chronospezies *C. evolutus* (REIN 2006). Gleichzeitig vermitteln die statistischen Beispiele auch ein Bild von der extrem breiten Verteilung der Parameter-Werte. Sie basieren auf den heterogenen Immigrant-Merkmalen und erklären auf diese Weise das durchgängig variable phänotypische Erscheinungsbild der Chronospezies.

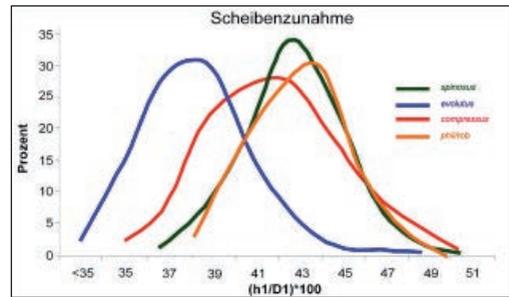


Abb. 12: Seit der im Speziationsprozess erworbenen genetischen Stabilität in der *philippii/robustus*-Zone dokumentieren sich die Parameterwerte der Chronospezies in Normalverteilung. Ihre wechselnde Verlagerung im Zeitverlauf veranschaulicht die variable phylogenetische Tendenz. Dabei erfolgt der Strategiewechsel des Gehäusebauplans stets gemeinsam in Anpassung an ökologische Veränderungen in der Biozone.

Mit Beginn der ersten nodosen Phase (Abb. 11, **Ph 3**), der Ausbildung von Einfachrippen in der *compressus*-Zone, nimmt die Gehäusegröße bis ins Liegende des Chronohorizontes der Gänheim-Bank zu (Abb. 16). Sie endet vor dem Phasenwechsel bei einem Teil der Individuen jeweils mit einer beschleunigten Größenzunahme oder mit einer Gehäusegrößenreduzierung. Dabei handelt es sich bei den kleinen spinosen Morphen keinesfalls um Jugendstadien der Chronospezies, denn die nodos skulpturierten Wohnkammern belegen weiterhin das dritte Ontogeniestadium der Individuen (Abb. 13). Diese Umkehr des Größenwachstums erfolgt als Reaktion auf den bereits einsetzenden Wandel der abiotischen Verhältnisse beim Übergang von der kalkreichen Fazies der Meißner-Formation in die „Lettenkeuper-Fazies des mo“ der Warburg Formation (Abb. 3, Abb. 16).

Im folgenden Chronohorizont der Gänheim-Bank beginnt eine physiologisch determinierte Verlagerung vom dritten in das zweite Ontogeniestadium.

Im Hangenden der Leitbank reduziert sich die Gehäusegröße erneut. Sie ist hier das Ergebnis einer unterschiedlichen Verkürzung der Ontogenie der Dimorphen. Bei den Morphen „P“ endet die Individualentwicklung im zweiten Ontogeniestadium (dichotom skulpturierte Wohnkammer) und die Morphen „E“ verharren teilweise sogar im ersten Ontogeniestadium.

Dieser permanente Morphologiewechsel bis zum Chronohorizont der *cycloides*-Bank ist eine Besonderheit in der evolutiven Entwicklung der Biospezies *Ceratitis nodosus*. Eine Vorstellung vom Ausmaß der morphologischen und physiologischen Umstellungen erhält man

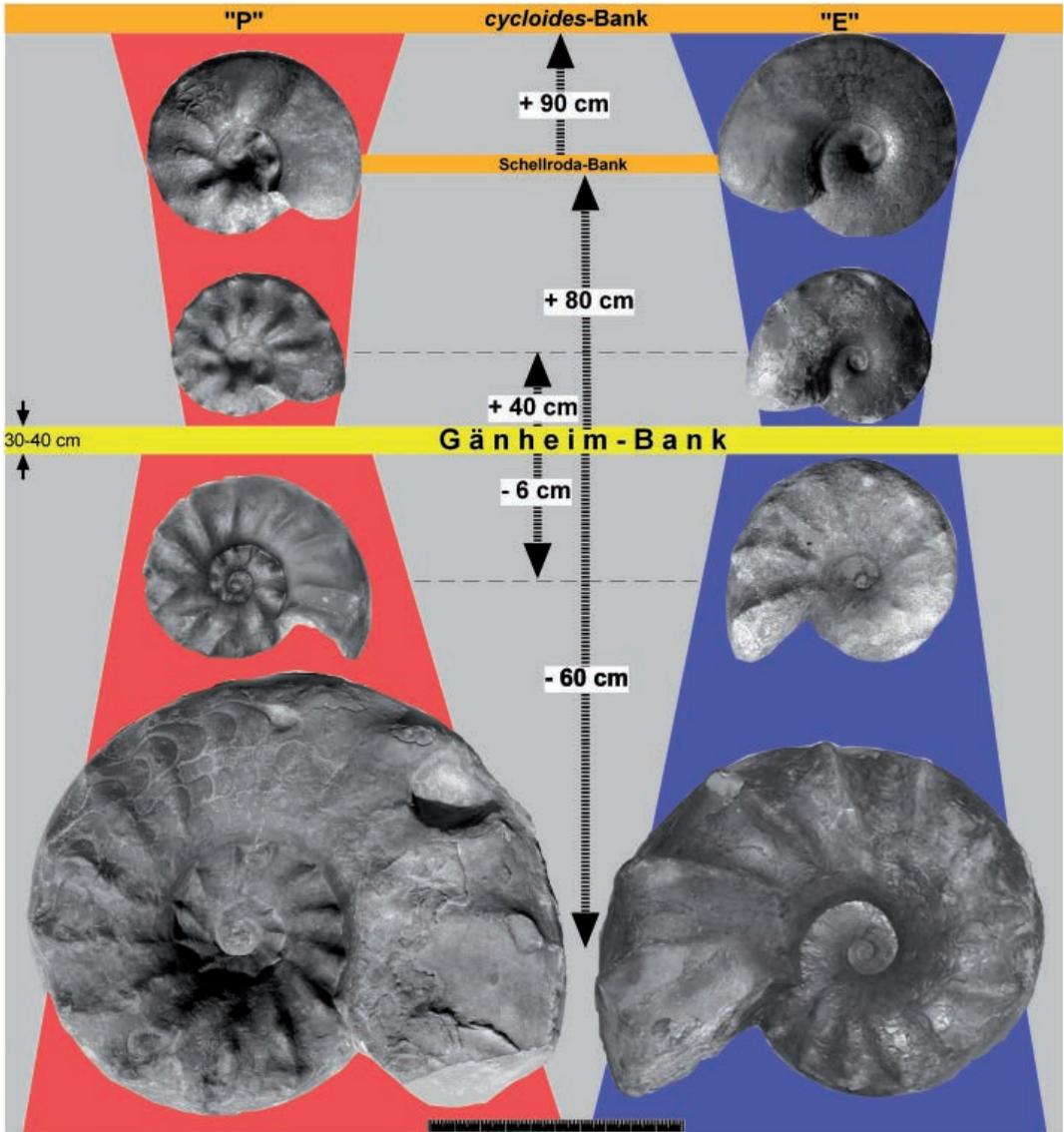


Abb. 13: Der Morphologie-Wechsel im Chronohorizont der Gänheim-Bank erfolgt stufenweise. Anfangs ist es lediglich ein „Kleinerwerden“ der Gehäuse um 55%. Die weitere Reduzierung der Gehäusegröße ist das Ergebnis einer unterschiedlichen Verkürzung der Ontogenie. Vom Chronohorizont der Schellroda-Bank bis zur *cycloides*-Bank nimmt die Gehäusegröße wieder zu.

mit der Abb. 13 und der graphischen Darstellung der korrelierten Parameterwerte in Abb. 16.

Einzigartig sind beispielsweise die im Liegenden der Schellroda-Bank einsetzenden Veränderungen der ontogenetischen Parameterwerte. So belegt der Wohnkammerindex (Q1/Q2) mit Werten kleiner 1 die ungewöhnliche Verringerung des Gehäusequerschnitts am Ende der Individualentwicklung. Beispiellos in der Formenreihe bleibt auch die maximale Anzahl der von beiden Morphen gebildeten Kammerscheidewände im Phragmokon.

Im Hangenden des Chronohorizontes der *cycloides*-Bank normalisiert sich mit der Ausbildung von Einfachrippen und damit der Rückkehr zum dritten Ontogeniestadium die Lage allmählich wieder. Die anfangs heterogenen Gehäuse-Merkmale der praenodosen Ceratiten haben phänotypische Gemeinsamkeiten mit denen der Morphen der ersten nodosen Phase (Abb. 16). Populationsanalysen der Zeitformen von der zweiten nodosen Phase bis zu den Chronospezies der *dorsoplanus/alticella* Zone stehen noch aus. In Thüringen sind die Chronospezies der *semipartitus/meissnerianus* Zone nicht mehr nachgewiesen (REIN 2007).

4.3 Sexualdimorphismus

In der jugendlichen Individualentwicklung der Biospezies *Ceratites nodosus* kommt es mit dem skulpturlosen „E“-Typ und dem skulpturierten „P“-Typ zu zwei grundverschiedenen Skulpturbildungen (Abb. 11). Die Dimorphen sind in Biozonen mit verkürzter Ontogenie phänotypisch klar als eine Chronospezies mit zwei Morphen zu interpretieren. Bei diesen handelt es sich um Männchen und Weibchen.

In den Biozonen der ersten und zweiten nodosen Phase werden die frühontogenetischen Merkmale beim Gehäusewachstum jedoch teilweise verdeckt. Hier bestimmt die Skulptur der Wohnkammer mit den Einfachrippen das phänotypische Erscheinungsbild und die jeweilige Rippenform das Biozonen-Merkmal einer Chronospezies. Die „E“- und „P“-Typen dieser Chronospezies unterscheiden sich in den nodosen Phasen lediglich mit der unterschiedlichen Innenskulptur (Abb. 11). In jeder Biozone der nodosen Phasen existieren somit zur Chronospezies stets zwei verschiedene Morphen

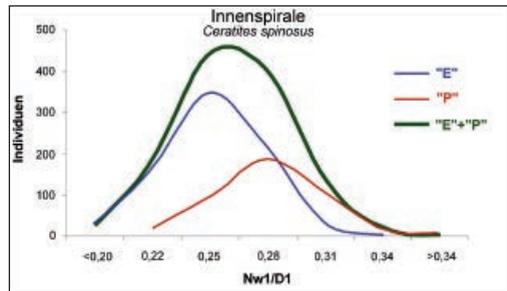


Abb. 14: In den „nodosen Phasen“ besitzen die Chronospezies eine identische Wohnkammerkultur. Obwohl beispielsweise „E“-Typen grundsätzlich zur kleineren Nabelweite tendieren, ergeben die Gesamtwerte stets eine Normalverteilung.

nebeneinander. Beim Vergleich der Gehäuse- und Ontogenieparameter werden zwar jeweils die grundlegenden Unterschiede zwischen ihnen offen gelegt, zusammen ergeben sie stets eine Normalverteilung.

Am Beispiel der Innenspirale (Nabelweite) der Individuen einer großen Population spinoser Ceratiten (REIN 2003) wird die Divergenz der Dimorphen sichtbar. Zahlenmäßig überwiegen in der *spinosa*-Zone die „E“-Typen. Sie tendieren grundsätzlich zu einem Gehäusebau mit einer geringeren Nabelweite (Abb. 14). Obwohl sich die Kurven der Dimorphen deutlich unterscheiden, präsentieren sich die abweichenden Werte in ihrer Gesamtheit als Normalverteilung der Chronospezies *C. spinosus*.

Ähnlich verhalten sich auch die Dimorphen im zweiten Abschnitt der dichotomen Phase. Anders als in der *spi-*

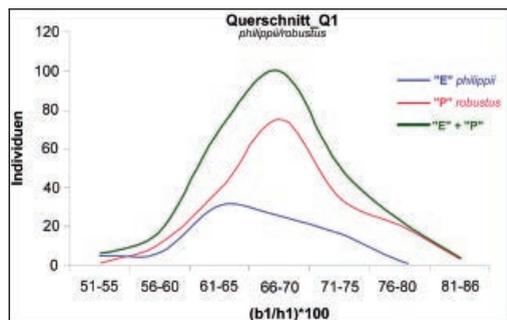


Abb. 15: In den „dichotomen Phasen“ besitzen die Morphen der Chronospezies divergente Wohnkammer-Merkmale. Dabei tendieren beispielsweise die Typen „P“ stets zu den kompakteren und die Typen „E“ zu den schlankeren Formen. Die Gesamtwerte ergeben wiederum eine Normalverteilung.

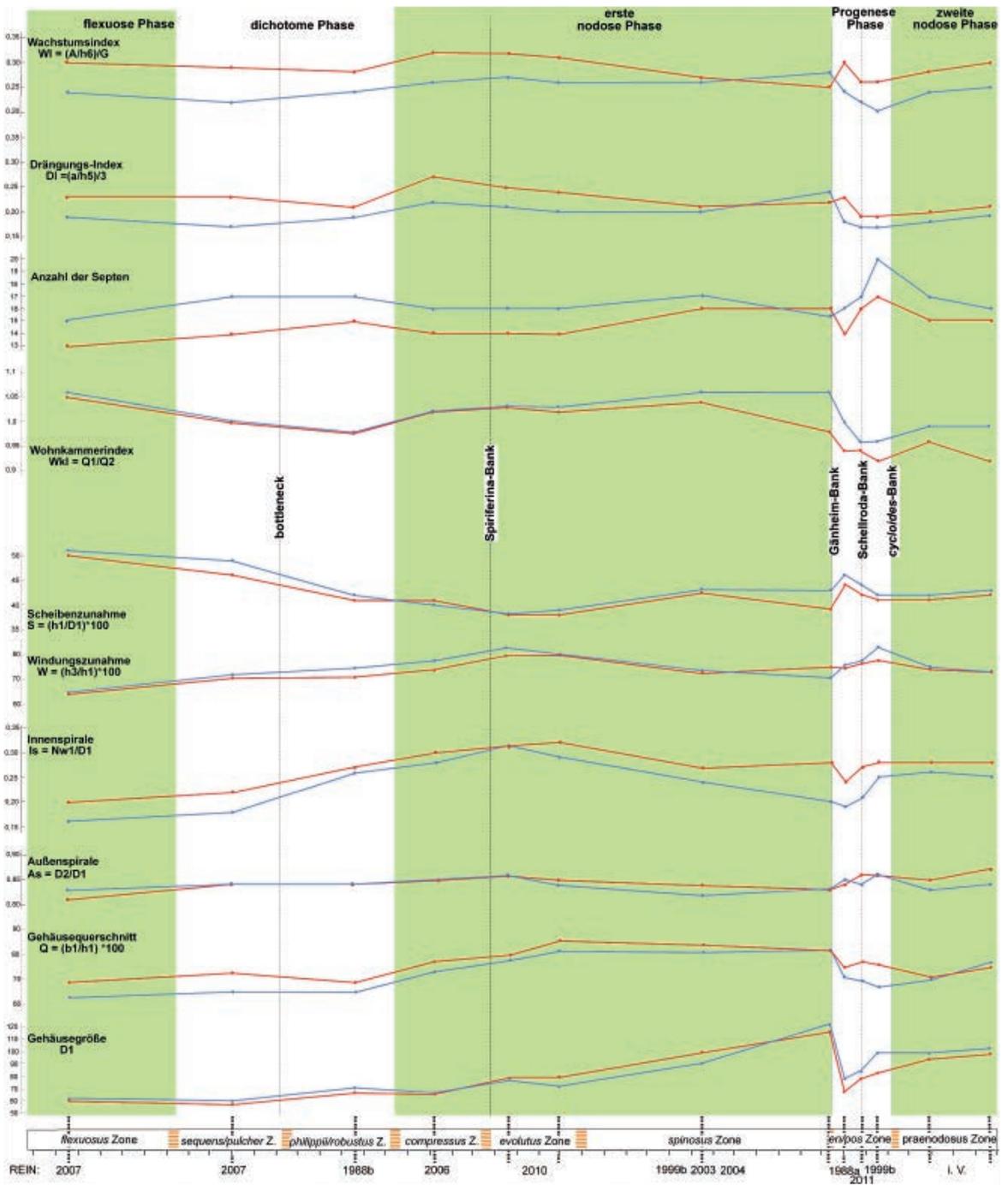


Abb. 16: Mit dem durchgängigen Nachweis der Divergenz wird das unterschiedliche Verhalten männlicher und weiblicher Individuen zueinander in fünf Evolutionsphasen der Biospezies *Ceratites nodosus* aussagekräftig dokumentiert. Auffallend geschlechtsspezifisch präsentieren sich die Unterschiede in der Individualentwicklung (z. B. Septenbau). Nachhaltig sind gleichfalls die morphologisch/physiologischen Reaktionen der Dimorphen auf bedeutende ökologische Veränderungen in den Chronohorizonten der Spiriferina- und der Gänheim-Bank.

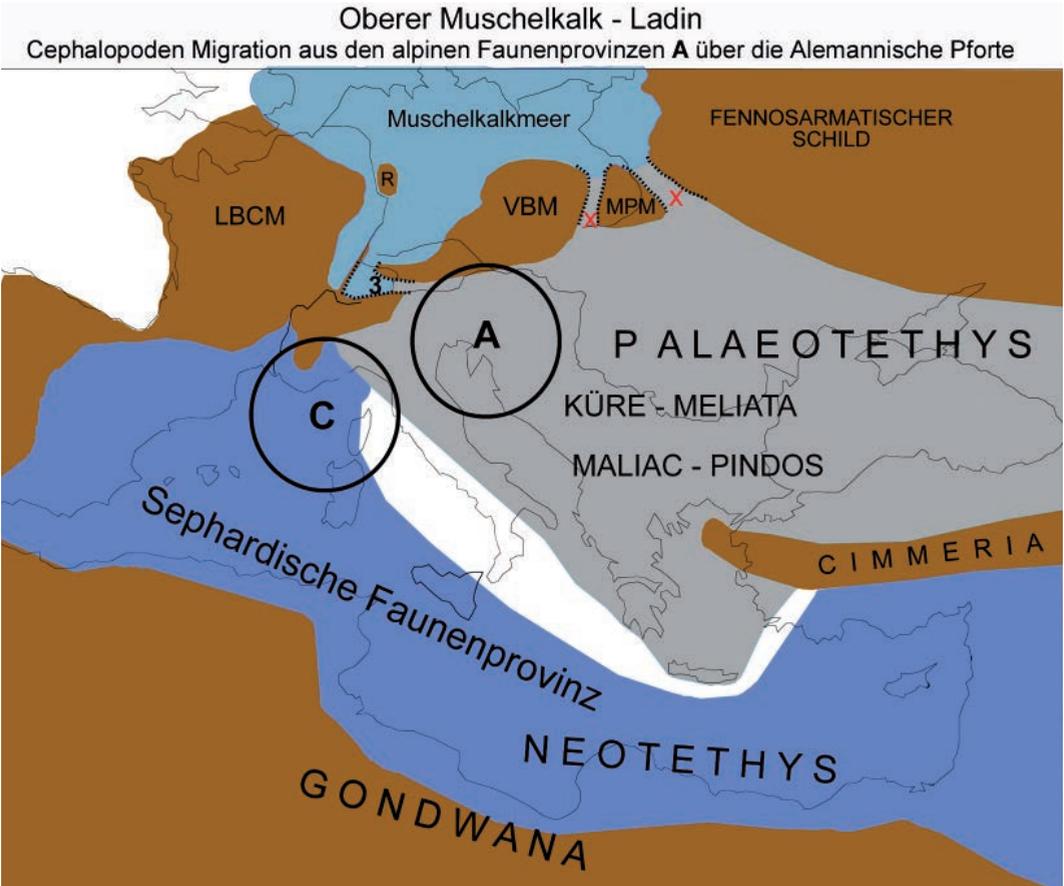


Abb. 17: Migrationswege der Ammonoiten im Ladin.
Im Ladin transgrediert die Neotethys bis Iberia. Das Faunengebiet „Provence-Sardinien“ = „C“ ist jetzt ein Teil der Sephardischen Faunenprovinz. Die Alemannische Pforte öffnet an der Spiriferina-Bank und nochmals zwischen Gänheim- und Schellroda-Bank. Die Faunennmigration erfolgt aus der Austroalpinen Faunenprovinz „A“.

nosus-Zone dominieren in der *philippii/robustus*-Zone zahlenmäßig die „P“-Typen. Sie tendieren zu einem Gehäusebau mit größeren Querschnitten. Trotz breiter und abweichender Merkmalsverteilung fügen sich auch hier die Gesamtwerte wiederum zu einer gemeinsamen Normalverteilung.

Die Form der graphischen Darstellung macht deutlich, wie durch die Gesamtheit der divergierenden Parameterwerte der Dimorphen die große Breite bei der Verteilung der Extremwerte entsteht.

Inzwischen liegen Populationsanalysen aus acht zusammenhängenden Biozonen bis ins Hangende der *cycloides*-Bank und der hier nicht einbezogenen *se-*

mipartitus/meissnerianus-Zone vor. Sie ermöglichen erstmals eine komplexe und lückenlose Korrelation der Ergebnisse dieses Zeitraumes.

Mit dem umfangreichen Informationsgehalt wirkt die statistische Dokumentation in Abb. 16 für sich. In „Echtzeit“ wird das durchgängig divergierende Verhalten männlicher und weiblicher Individuen graphisch überzeugend sichtbar. Die physiologischen Reaktionen der Dimorphen auf unterschiedliche ökologische Veränderungen vermitteln eine Vorstellung vom Umfang ihres Anpassungsvermögens. Das gilt sowohl für die Zeit der dichotomen Phase als auch den Zeitraum der ersten nodosen Phase mit dem markanten Trendwechsel an der Spiriferina-Bank. Besonders deut-

lich und aufschlussreich demonstrieren die chaotisch wirkenden Vorgänge zwischen den Chronohorizonten der Gänheim- und der *cycloides*-Bank die ungewöhnlich große Variabilität und autökologische Potenz. Damit werden die Phylogenese und das Sexualdimorphismus-Verhalten der Individuen der Biospezies *Ceratites nodosus* zu einem Modellbeispiel.

5. Bemerkungen zur Schwesterart *Ceratites tornquisti* Philippi 1901

Im Ladin hatte die westliche Neotethys die Balearen und Iberia erreicht (Abb. 17). Mit der Schließung der „Rheinischen Pforte“ entstand ein weithin endemischer Lebensraum für Ammonoideen in der Sephardischen Faunenprovinz (HIRSCH 1972).

Im Gegensatz zur lückenlos nachweisbaren Phylogenese der Biospezies *Ceratites nodosus* in der germanischen Faunenprovinz ist die Phylogenese der Schwesterart *Ceratites tornquisti* (PHILIPPI 1901) aus dem Illyr des Vicentin (MOSTLER 1980, 1993) geologisch bedingt nicht zu belegen. Als stratigraphisch besser dokumentierte Chronospezies könnten in Zukunft die morphologisch variablen *Ceratites toulonensis* (RIEDEL 1916) der Provence und Sardinien (C) die Phylogenese der Biospezies *Ceratites tornquisti* zumindest im Ladin verständlicher machen. Beim morphologischen Vergleich mit den Individuen der Sephardischen Gattungen *Gevanites* und *Israelites* werden die kausalen verwandtschaftlichen Beziehungen zueinander sichtbar (URLICHS 2002, REIN 2008, DURAND et. al. 2011).

Als Zeitmarker immigrierte *Punctospirella fragilis* im Fassan über die erneut geöffnete Alemannische Pforte in das Muschelkalkmeer (Abb. 3). *Nevadites* sp. und *Flexoptychites angustoumbilicatus* belegen als Funde aus der *spinus*-Zone SW-Deutschlands (URLICHS & KURZWEIL 1997) den Migrationsweg aus der Austroalpinen Faunenprovinz. Eine weitere Öffnung der Alemannischen Pforte kann mit den Funden von *Gymmites brunzeli* und *Parapinacoceras thiemei* aus der *enodis/posseckeri*-Zone Thüringens nachgewiesen werden (REIN & WERNEBURG 2010). Alle aus den Faunenprovinzen der Palaeotethys immigrierten Ammonoideen konnten sich im Ökosystem des Muschelkalkmeeres zu keiner Zeit dauerhaft integrieren.

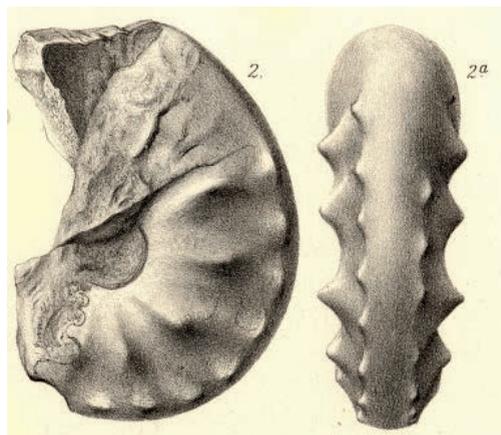


Abb. 18: *Ceratites tornquisti* aus PHILIPPI (1901), Tafel XXXIX, Abb. 2.

Dank

Die Herren Jörg Amling (Erfurt), Sebastian Brandt (Kornhochheim), Klaus Ehrhardt (Stadtilm), Dr. Walter Elger (Berlin), Dr. Thomas Groh (Rudolstadt), Manfred Schulz (Großenlütder), Peter Thieme (Weimar) und Stefan Weiland (Jena) stellten mir ihr Belegmaterial zur Verfügung. Ihre gewissenhafte Sammeltätigkeit ermöglichte die umfassende Analyse des Immigrations- und des Integrationsverhaltens der germanischen Ceratiten. Dafür möchte ich mich ganz herzlich bedanken. Herrn Willy Ockert (Ilshofen) danke ich für die Erstellung der jeweils aktuellen stratigraphischen Profile in Troistedt. Bedanken möchte ich mich bei Herrn Sebastian Brandt (Kornhochheim) für die vielseitige Unterstützung meiner Arbeit und bei den Herren Prof. Dr. Willmann (Göttingen) und Matthias Hartmann (Naturkundemuseum Erfurt) für die Diskussionen zur biologischen Problematik.

Für die freundliche Genehmigung zur Sichtung der Original-Belege in den Sammlungen der Geologischen Bundesanstalt und des Naturhistorischen Museums in Wien bedanke ich mich bei Frau Dr. Irene Zorn und Herrn Dr. Alexander Lukeneder.

Literatur

- BACHMANN, G. H., M. GELUK, J. WARRINGTON, A. BECKER, G. BEUTLER, H. HAGDORN, M. HOUNSLOW, E. NITSCH, H.-G. ROHLING, TH. SIMON, A. SZULC with contributions of M. DUSAR, L. H. NIELSEN, J. BARNASCH, M. FRANZ (2010): Triassic. – In: DOORNENBAL, H. & A. STEVENSON (eds.): *Petroleum Geological Atlas of the Southern Permian Basin Area*, 149–173; Houten/The Netherlands (EAGE).
- DURAND, M., J.-P. CARON & H. HAGDORN (2011): Triassic of southeast France. – 8. International Field, Workshop; 66 S., 68 Fig.
- HENNIG, W. (1966): *Phylogenetic Systematics*. – Illinois Univ. Press, 263 p.; Urbana, Chicago, London.
- HIRSCH, F. (1972): Middle Triassic conodonts from Israel, southern France and Spain. – Mitteilungen der Gesellschaft für Geologie und Bergbau **21**: 811–828, 2 Tab., 2 Taf.
- KLUG, C., W. SCHATZ, D. KORN & G. REISDORF (2005): Morphological fluctuations of ammonoid assemblages from the Muschelkalk (Middle Triassic) of the Germanic Basin – indicators of their ecology, extinctions, and immigrations. – *Palaeo* **221**: 7–34, 8 Fig.
- MOSTLER, H. (1980): Ein Beitrag zur mitteltriadischen Mikrofauna von Recoaro and Tretto (Vicentin, Italien). – Geologische und Paläontologische Mitteilungen Innsbruck **9**: 9: S. 321–351.
- (1993): Das Germanische Muschelkalkbecken und seine Beziehungen zum tethyalen Muschelkalkmeer. – In: HAGDORN, H. & A. SEILACHER (eds.), *Muschelkalk*. Goldschneck, Stuttgart, pp. 117–130.
- NARKIEWICZ, K. & J. SZULC (2004): Controls on migration of conodont fauna in peripheral oceanic areas. An example from the Middle Triassic of the Northern Peri-Tethys. – *Geobios* **37**: 425–436.
- OCKERT, W. (1993): Die Zwergfaunaschichten (Untere Hauptmuschelkalk, Trochitenkalk, mol) im Nordöstlichen Baden-Württemberg. – In: HAGDORN, H. & A. SEILACHER (eds.): *Muschelkalk*. Goldschneck, Stuttgart, pp. 117–130.
- PARNES, A. (1986): Middle Triassic Cephalopods from the Negev (Israel) and Sinai (Egypt). – *Geological Survey of Israel*, **79**: 1–59, 5 Abb., 23 Taf.
- PHILIPPI, E. (1901): Die Ceratiten des oberen deutschen Muschelkalkes. – Paläontologische Abhandlungen Band **VIII**, Neue Folge **IV**: 347–458, Taf. XXXIV–LIV.
- POSENATO, R., L. SIMONE, M. URLICHS & A. IBBA (2002): The Ladinian Muschelkalk of Punta del Lavatoio (Alghero, NW Sardinia). – *Rend. Societa Paleontologia Italiana* **1**: 283–291, 2 Fig., 1 Plate.
- REIN, S. (1988a): Über die Stellung der Ceratiten (Ammonoidea, Cephalopoda) der *enodis/laevigatus*-Zone (Oberer Muschelkalk, Unterladin) Thüringens im Stammbaum der germanischen Ceratiten. – *Freiberger Forschungshefte*, **C 427**: 101–112, 15 Abb.
- (1988b): Die Ceratiten der *pulcher/robustus*-Zone Thüringens. – Veröffentlichungen des Naturhistorischen Museums Schleusingen **3**: 28–38, 2 Taf., 4 Abb., 7 Taf.
- (1999): Über *Ceratites armatus* PHIL. und *Ceratites münsteri* PHIL. aus dem Oberen Muschelkalk Thüringens. – Veröffentlichungen des Naturhistorischen Museums Schleusingen **14**: 43–51, 16 Abb.
- (2001): Neue Erkenntnisse zur Evolutionsbiologie der germanischen Ceratiten. – Ontogenese, Phylogenese und Dimorphismusverhalten. – *Freiberger Forschungshefte*, **C 492**, 9: 99–120, 5 Abb., 4 Taf.
- (2003): Zur Biologie der Ceratiten der *spinus*-Zone – Ergebnisse einer Populationsanalyse. Teil I: Populationsstatistik, Sexual-Dimorphismus und Artkonzept. – Veröffentlichungen des Naturkundemuseums Erfurt **22**: 43–67, 16 Abb., 2 Prof.
- (2004): Zur Biologie der Ceratiten der *spinus*-Zone – Ergebnisse einer Populationsanalyse. Teil II: Variationsbreite der Skulptur- und Suturbildungen. – Veröffentlichungen des Naturkundemuseums Erfurt **23**: 33–50, 20 Abb., 2 Prof.
- (2006): Zur Biologie der Ceratiten der *compressus*-Zone – Ergebnisse einer Populationsanalyse. – Veröffentlichungen des Naturkundemuseums Erfurt **25**: 47–68, 29 Abb.
- (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 Sciences Natural Söller. – *VERNATE* **27**: 5–19, 8 Abb., 5 Taf.
- (2010): Die Stellung der Chronospezies *Ceratites evolutus* in der Ceratitenphylogenese – Ergebnisse einer Populationsanalyse. – *VERNATE* **29**: 5–23, 17 Abb.
- (2011): Zur Biologie der Ceratiten der *enodis/posseckeri* Zone – Ergebnisse einer Populationsanalyse. – *VERNATE* **30**: 29–48, 13 Abb., 6 Taf.
- (2016): *Germanonutilus bidorsatus* und ?*Germanonutilus tri-dorsatus* (Nautiloidea) aus dem Oberen Muschelkalk (Mitteltrias, Anis – Ladin). Teil 1: Speziation, Ontogenese und Phylogenese. – *VERNATE* **35**: 31– 65, 13Abb., 11 Taf.
- REIN, S. & W. OCKERT (2000): Die *enodis/posseckeri* –Zone im Oberen Muschelkalk Thüringens – Ausbildung und Fossilführung. – Veröffentlichungen des Naturkundemuseums Erfurt **19**: 43–67, 16 Abb., 2 Prof.
- REIN, S. & R. WERNEBURG, R. (2010): *Parapinacoceras* und *Gymnites* (Ammonoidea) aus der *enodis/posseckeri*-Zone im Oberen Muschelkalk (Mittel-Trias, Ladin) Thüringens. – *Semana* **25**: 87–100, 9 Abb., 1 Taf.
- RIEDEL, A. (1918): Beiträge zur Paläontologie und Stratigraphie der Ceratiten des deutschen Oberen Muschelkalks. – *Jahrbuch der Preussischen geologischen Landesanstalt* **37** (f. 1916): 1–116.
- SCHRAMMEN, A. (1928): Die Lösung des Ceratitenproblems. – *Zeitschrift der deutschen Geologischen Gesellschaft* **80**: 26–42.
- SZULC, J. (2000): Middle Triassic Evolution of the Northern Peri-tethys Area as influenced by earl opening of the Tethys Ocean. – *Annales Societatis Geologorum Poloniae* **70**: 1–48.
- URLICHS, M. (1978): Über zwei alpine Ammoniten aus dem Oberen Muschelkalk SW-Deutschlands. – *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde*, **B 39**: 13 S., 2 Abb., 1 Tafel.
- (1993): Zur Gliederung des Oberen Muschelkalks in Baden-Württemberg mit Ceratiten. – Sonderbände der Gesellschaft für Naturkunde in Württemberg **2**: 153–156, 1 Abb.
- (1997): Die Gattung *Ceratites* (Ammonoidea) aus dem Muschelkalk der Provence (Mitteltrias, Südost-Frankreich). – *Stuttgarter Beiträge Naturkunde*, **B 252**: 12 S., 5 Abb.
- (1999): Cephalopoden im Muschelkalk und Lettenkeuper des Germanischen Beckens. – in: *Trias – Eine ganz andere Welt*. – Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 343–354, 19 Abb.
- URLICHS, M. & R. POSENATO (2002): Ammonoids from the Ladinian “Muschelkalk” of Punta del Lavatoio (Alghero, NW Sardinia). – *Rend. Societa Paleontologia Italiana* **1**: 197–201, 3 Fig.
- URLICHS, M. & W. KURZWEL (1997): Erstnachweis von *Flexoptychites* (Ammonoidea) aus dem Oberen Muschelkalk (Mitteltrias) Nordwürttembergs. – *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde*, **B 253**: 8 S., 3 Abb.
- WAAGEN, W. (1869): Die Formenreihe des *Ammonites subradiatus*. – *Geognostisch-paläontologische Beiträge* **2/4**: 181–256.
- WILLMANN, R. (1985): *Die Art in Raum und Zeit*. – Verlag P. Parey, Hamburg & Berlin, 207 S., 46 Abb.

Anschrift des Autors:

Siegfried Rein
Hubertusstr. 69
99094 Erfurt
eMail SRein@t-online.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 2017

Band/Volume: [36](#)

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

Artikel/Article: [Speziation, Phylogenie und Ontogenie der Biospezies *Ceratites nodosus* und das Chronospezies-Konzept 47-64](#)