

## Die scheinbare „r“-Strategie der Progenese-Ceratiten des Fundortes Gügleben/Thüringen und die evolutionsbiologische Bedeutung der „Mundwerkzeug-Konservatlagerstätten“ (Mittlere Trias, Ladin)

SIEGFRIED REIN

### Zusammenfassung

Die Auswertung zahlreicher „Progenese II-Morphen“ einer Ceratiten-Population des neuen Fundortes Gügleben bestätigt erneut die Besonderheit der Ceratiten-Phylogenie in der *enodis/posseckeri*-Zone Thüringens. Die Ergebnisse dienen zur Analyse der Populationsdynamik der Biospezies *Ceratites nodosus*. Auch mit verkürzter Ontogenie erzeugten „Progenese II-Morphen“ sehr viele Nachkommen. Sie verhalten sich wie „r“-Strategen rezenter Tierarten, die als Beutetiere in Lebensräumen mit ungewiss wechselnden Lebensbedingungen leben und sehr schnell geschlechtsreif sein müssen. Analysen der in Konservatlagerstätten eingebetteten Ceratiten-Mundwerkzeuge zeigen, dass sich die Fortpflanzungs-Strategie der Ceratiten beim Wechsel der Umweltkonstellation grundsätzlich ändern kann. Eine Ontogenese mit fortdauerndem Größenwachstum und zunehmendem Lebensalter steht dann diametral zur „r“-Strategie der rezenten Tierarten. Die trophische Beziehung der Ceratiten zum Weichboden als Nahrungs-Ressource wird mit der signifikanten Deutung der Funktionsmorphologie ihrer Mundwerkzeuge verständlich. Ihre stets identisch autochthone Einbettung in Konservatlagerstätten bezeugt eine vagil-benthische Lebensweise. Das gemeinsame Leben in Generationen-Gemeinschaften auf den Weichböden bedingt ein soziales Verhalten im Populationsverband. Eine vergleichbare Lebensweise im Familienverbund für rezente Invertebraten gibt es nicht. Die lückenlos belegbare Populationsdynamik der Biospezies *Ceratites nodosus* ist evolutionsbiologisch und evolutionsökologisch bislang ohne Beispiel. Sie endet mit dem nachfahrenlosen Aussterben am Ende des Oberen Muschelkalks.

### Abstract

The evaluation of numerous “Progenesis II morphs” in a *Ceratites* population at the new locality Gügleben confirms again the peculiarity of the *Ceratites* phylo-

genesis in the *enodis / posseckeri* zone of Thuringia. The results are used to analyze the population dynamics of the biospecies *Ceratites nodosus*. Even with shortened ontogeny, “Progenesis II morphs” produced many progeny. They behave like “r”-strategists of recent animal species that live as preys in habitats with uncertainly changing living conditions requiring to be very quickly sexually mature. Analyses of *Ceratites* mouthparts embedded in conservatory deposits indicate that the breeding strategy of *Ceratites* may change fundamentally as the environment changes. Ontogenesis with ongoing growth in size and increasing age is then diametrically opposed to the “r” strategy of recent animal species. The trophic relationship of ceratites to the soft bottom as a food resource becomes understandable by the significant interpretation of the functional morphology of their mouthparts. Their always identical autochthonous embedding in conservatory deposits testifies a vagile – benthic lifestyle. The common life as generational communities on the soft floors requires a social behavior in association with the population. In recent invertebrates no comparable way of life in family group exists. Easily assignable population dynamics for biospecies *Ceratites nodosus* are evolutionary and ecological, and so far without example. Leaving no descendants, extinction took place at the end of the Upper Muschelkalk.

**Key words:** Mittlere Trias, *Ceratites nodosus*, *enodis/posseckeri*-Zone, Progenesis, Populationsdynamik, „r“-Strategie, Konservat-Lagerstätte, vagil-benthisch

### 1. Einleitung

Als vorrangig biologische Wissenschaft ist auch für die Paläontologie die Untersuchung der Populationsdynamik fossiler Populationen ein bedeutendes Forschungsgebiet. Analysen der Veränderung von Größe und räumlicher Verbreitung rezenter biologischer Populationen

offenbaren zwei grundlegende Fortpflanzungsstrategien. Sie basieren auf vielfältigen Faktoren innerhalb der Population sowie wechselnden Beziehungen zur belebten und unbelebten Umwelt. Dieses unterschiedliche Verhalten wird mit „r-Strategie“ und „K-Strategie“ bezeichnet. Ökologisch bedingt gehören zur „r-Strategie“ Lebewesen, die sehr viele Nachkommen erzeugen und in der Regel rasch neue Lebensräume besiedeln. Im Unterschied dazu ist die Vermehrungsrate der Individuen mit „K-Strategie“ relativ gering. Dabei prägt die Art und Weise der Ernährung mit den sich daraus ergebenden Nahrungsbeziehungen die Struktur des Ökosystems. Im Oberen Muschelkalk verhalten sich augenschein-

lich die fossilen Cephalopoden *Ceratites nodosus* wie „r-Strategen“ und *Germanonutilus bidorsatus* wie „K-Strategen“ (REIN 2017).

Umfangreiches neues Fundmaterial der dimorphen progenetischen Chronospezies *C. enodis* und *C. posseckeri* von der Fossilagerstätte Gügleben ermöglicht eine diesbezüglich signifikante Analyse ihrer Verhaltensweise. Ziel ist es, mit den trophischen Beziehungen auf Populationsebene das lokale Gefüge des Ökosystems im Hangenden der Schellroda-Bank verständlich zu machen.

## 2. Die Fossil-Lagerstätte Gügleben

### 2.1. Geographische Lage

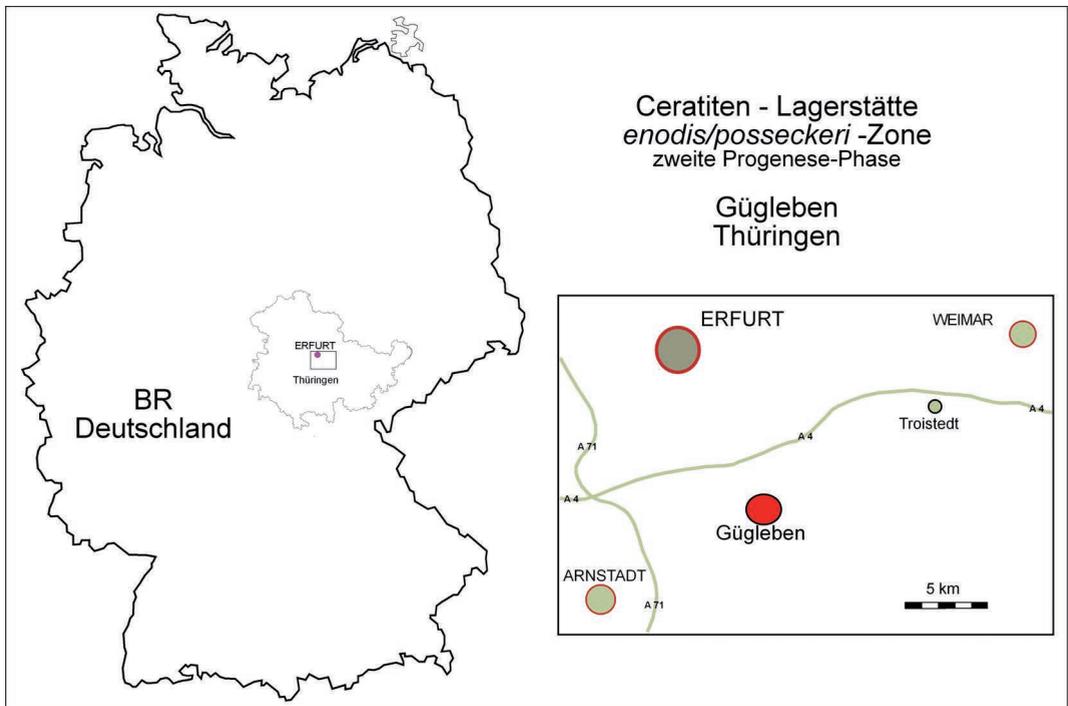
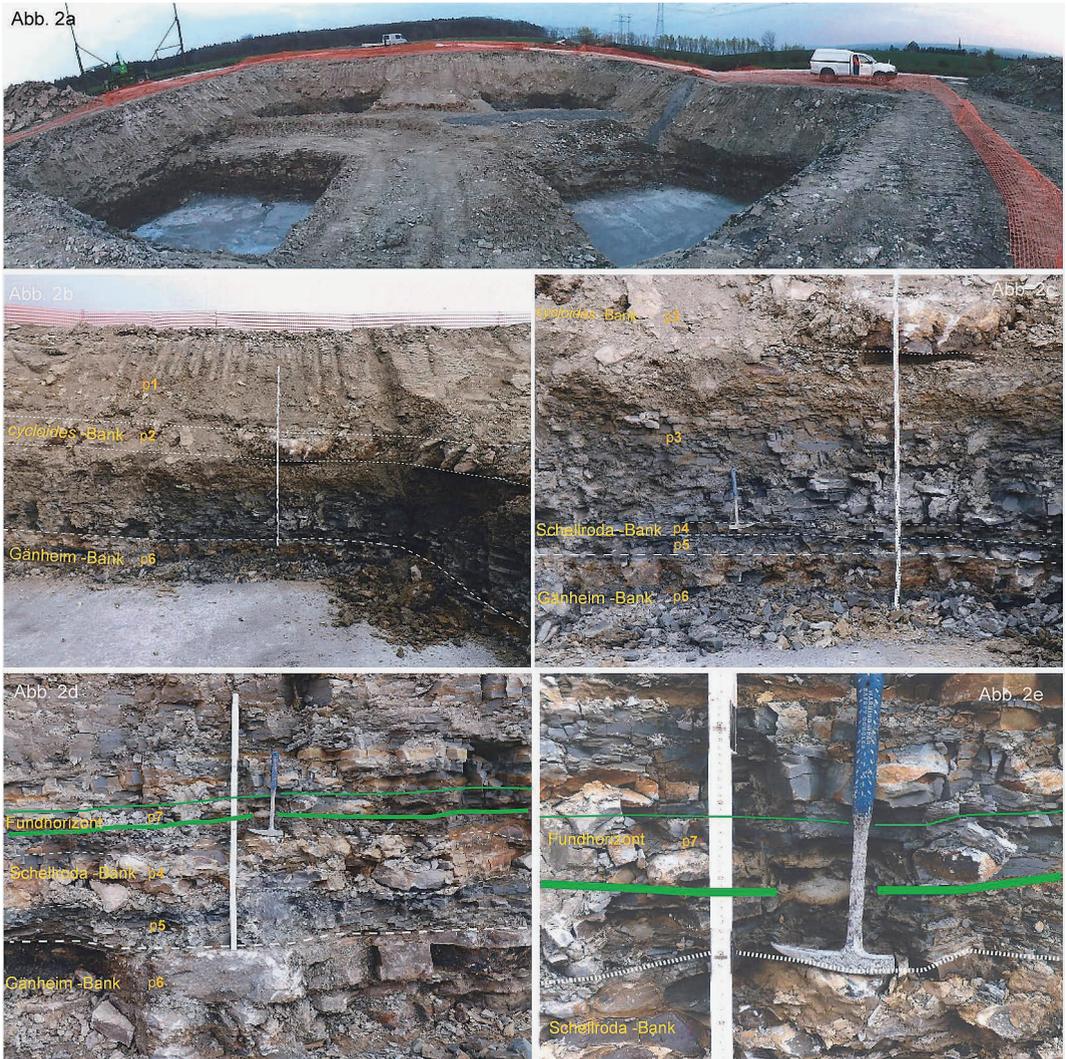


Abb. 1: Geographische Lage des Fundpunktes.

## 2.2. Der Fundort Gügleben / Profil - Profilbeschreibung



**Abb. 2:** Der temporäre Aufschluss Gügleben mit den Fundamenten für vier Mastfüße hatte ein Aufmaß von ca. 20 x 20 Meter. Foto: K-U. Elste.

Die Fundstelle entstand als temporärer Aufschluss bei Aushubarbeiten für die Gründung eines Eckmastes einer Hochspannungsleitung am nordöstlichen Ortsrand von Gügleben (Abb. 2). Auf einer Fläche von ca. 20 x 20 m erfolgte der Baugrubenaushub mittels Schwerem Baggergerät bis auf eine Tiefe von ca. 4,5 m unter Gru-

benoberkante zunächst unter Berücksichtigung eines Böschungswinkels von 45°. Ab diesem Niveau wurden die Baugruben für die Gründung der vier Mastfüße auf eine Tiefe bis ca. 7,0 m unter Grubenoberkante senkrecht (90°) ausgekoffert.

### 2.3. Profilbeschreibung

#### Lithologie

Tonmergelstein = TM; Kalkstein: Wackestone = WS, Packstone = PS; Floatstone = FS, Mudstone = MS  
(Von unten nach oben)

(Profil Sebastian Brandt)

Meißner Formation

„p6“ Gänheim-Bank

**90% Kalkstein**

26 cm Kalkstein: WS-PS mit MS-Intraklasten, mittig aufspaltend, C. „*cycloides*“

7 cm TM

28 cm Kalkstein: FS-PS, mittig ca. 15 cm bioturbater Knauerkalk, siltig, C. „*cycloides*“

Warburg Formation

„p5“ Abschnitt zwischen Gänheim-Bank und Schellroda-Bank

**95% Tonmergelstein**

27 cm TM 95 % mit 2–3 cm dünnplattigen MS-Lagen, *Ceratitis* „Progenese I“ unbestimmbar

„p4“ Schellroda-Bank

**20% Tonmergelstein**

14 cm Kalkstein: FS-WS mit MS-Intraklasten, oben wulstig knauerig aufwitzernd, teilweise siltig, unten *Coenothyris vulgaris* (2,6 cm), oben *Coenothyris* „*cycloides*“

„p3“ Abschnitt zwischen Schellroda-Bank und *cycloides*-Bank

(Faziell unterscheidet sich die Ausbildung der Lagen zwischen den Mastfußteilen geringfügig. Der Abstand zwischen den Leit-Bänken bleibt konstant 140 cm)

30 cm **Tonmergelstein 50%**, großflächige MS-Linsen bis 6 cm und wenig dünne plattige FS-MS-Lagen mit C. „*cycloides*“ und *Ceratitis enodis/posseckeri*.

40 cm **Tonmergelstein 80%**, dünne wulstige MS-Linsen, C. *enodis*

70 cm **Tonmergelstein 95%**, im unteren Abschnitt dünne plattige MS-Lagen

„p2“ *cycloides*-Bank

28–32 cm Kalkstein: PS mikritisch, teilweise mittig geteilt mit 5 cm TM, MS-Intraklasten, massenhaft *Coenothyris* „*cycloides*“

„p1“ Hangendes der *cycloides*-Bank

84 cm **Tonmergelstein 80%**, MS-FS plattig bis 3 cm, Tonanteil im mittleren Bereich am Höchsten, 20 cm vom TOP MS 3 cm mit Sigmoidalklüftung

15 cm Kalkstein zweigeteilt, unten 10 cm WS mit Grobschill, oben 5 cm MS-FS

120 cm TM

### 2.4. Der Fundhorizont „p7“

Der Fundhorizont „p7“ ist ca. 15 cm mächtig. Er besteht aus einer Kalkstein-Ton/Mergel Wechsellagerung (je 50%) mit geringmächtigen Mudstone- bis Floatstone Linsen. Das Hauptlager der Ceratiten befindet sich 9 cm über der Schellroda-Bank. An der Basis einer 10 cm starken Ton/Mergel-Schicht erstreckt sich großflächig

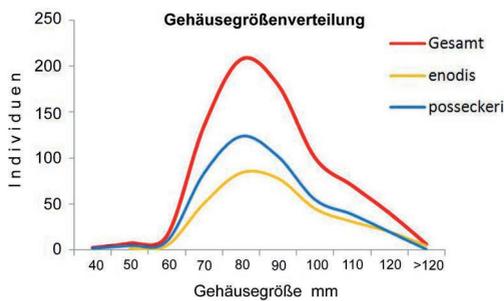
eine bis 5 cm mächtige mikritische Kalksteinlage in Form verschiedener Mudstone-Linsen. Für die gezielte, horizontierte Suche der Fundlage wurde das überlagernde graue Tonpaket bis zur Linsenoberfläche abgetragen. Nach Freilegung und Säuberung der Mudstone-Lage wurde zunächst auf Vertiefungen geachtet und anschließend die Linsenteile Stück für Stück abgetragen. Die Ceratitensteinkerne waren darin lokal in „Taschen“ und Löchern, sowohl auf der Unterseite, im Inneren als Querbruch erkennbar, als auch auf der Oberseite mit einer markanten Rotfärbung (Abb. 5) ausgebildet. Dort wo die Linsenteile im Anstehenden flach ausstrichen, erstreckte sich die Fossilführung im Tonmergel weiter (Abb. 2e). Auch über der Hauptfundlage lagen die Ceratiten einzeln in gleicher Weise in kleinen Mudstone-Linsen und im Tonmergel eingebettet.

Auf Schichtflächen lagen mit kleinräumigen Anreicherungen bis 9 cm große *Hoernesia socialis* sowie vereinzelt *Myophoria vulgaris* und *Loxonema cf. obsoletum*. Auffallend häufig ist echte Epökäe von *Placunopsis ostracina* auf Cephalopodenschalen (Abb. 5e,f). Obwohl die horizontale Verteilung der Fossilien großflächig gesehen annähernd gleichmäßig erschien, gab es immer wieder kleinräumige Fundhäufungen der Steinkerne und im Tonmergel die kohligen Reste von Mundwerkzeugen der Ceratiten.

### 2.5. Die „Progenese II Morphen“ des Fundhorizontes in Gügleben

Der ungewöhnlich individuenreiche Fundhorizont wurde bei der Profilaufnahme entdeckt. Erst daraufhin erfolgte eine gezielte Grabung entlang der Fundlage an den Wänden der Mastfuß-Fundamente und auf den Teilen der dazwischen liegenden ebenen Stegflächen. Aus dem Fundhorizont dieser kleinen zur Verfügung stehenden Grabungsfläche konnten 763 „Progenese II Morphen“ (REIN 2017) geborgen werden. Trotz der scheinbar hohen Funddichte handelt es sich weder um eine postmortale Zusammenschwemmung in Form eines Sohl- oder Dachflächenpflasters (URLICHS & MUNDLOS 1987, REIN 1989) noch um eine Konservatlagerrstätte nach einem Massensterbe-Ereignis (REIN 2003). Die auf 15 cm vertikal zeitlich nacheinander erfolgte Einbettung von 763 Individuen verschiedener Altersstufen belegt glaubhaft eine natürliche Mortalitätsrate der Population.

Die Aufsammlung setzt sich aus 321 *C. enodis* und 442 *C. posseckeri* zusammen. Das prozentuale Verhältnis von 42% der „E“-Morphen (= *enodis*) zu 58% „P“-Morphen (= *posseckeri*) macht den für *Ceratitis nodosus* vermuteten Geschlechtsdimorphismus (REIN 2017) sichtbar. Die durchschnittliche Gehäusegröße D1 der Steinkerne der „Progenese II Morphene“ im Fundhorizont „p7“ beträgt 79 mm. Den 763 Individuen umfassenden Ceratiten-Belegen aus dem Fundhorizont stehen 12 *Germanonutilus bidorsatus* gegenüber (0,02%).



**Abb. 3:** Aus dem Fundhorizont „p7“ konnten 763 Steinkerne einer in diesem Zeitraum lebenden Population geborgen werden. Als Maß für Geschlechtsdimorphismus verhalten sich die Chronospezies *C. posseckeri* zu *C. enodis* wie 58:42. Die Gehäusegröße D1 entspricht jeweils dem 90° vor dem Phragmokon durch den Nabel gemessenen Durchmesser (REIN 2017).

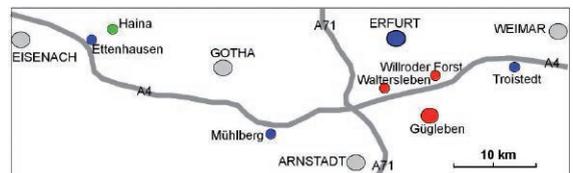
### 3. Diskussion

#### 3.1. Die Besonderheit der *enodis/posseckeri*-Zone Thüringens

Lithostratigraphisch endet im Oberen Muschelkalk mit der Ausbildung der kompakten Schillkalke der Gänheim-Bank die kalkreiche Meißner-Formation. Das Reagieren der Fauna des Muschelkalkmeeres auf die Entstehung dieser markanten Leitbank zeigt, dass ihre Bildung eine bedeutsame ökologische Zäsur gewesen sein muss. Der Brachiopode *Coenothyris vulgaris* reagiert als Ökophänotyp *Coenothyris „cycloides“* (REIN & OCKERT 2000) mit einem markanten Größenwechsel. Im gleichen Zeithorizont stirbt die fossile Biospezies ? *Germanonutilus tridorsatus* aus (REIN 2016) und ihr phylogenetisches **Überleben** verdankt die fossile Biospezies *Ceratitis nodosus* vermutlich nur der teilweise geringmächtigen lithologischen Ausbildung des

Gänheim-Bank Horizontes in Thüringen (REIN 2009, 2011). Die bis 270 mm große Chronospezies *Ceratitis spinosus* reagiert mit extremer Verkürzung der Ontogenie. Sie wird mit „Progenese“ als einer Anpassung mit frühzeitiger Geschlechtsreife gedeutet. Als Beleg dienen vereinzelt Funde aus dem Bankbereich (REIN & OCKERT 2000, REIN 2009, 2017). Mit dem darauffolgenden ausgeprägten Fazieswechsel zur tonmergelreichen Warburg-Formation verändern sich die ökologischen Verhältnisse erneut grundlegend.

Die besondere Bedeutung der Ceratiten aus dem Liegenden der *cycloides*-Bank für die Ceratiten-Phylogenie erkannte bereits vor 100 Jahren der Erfurter Ceratitenforscher August Possecker (1860–1936) (REIN 1996). Zu den historischen Fundstellen (rote Markierung) seiner Ceratiten mit ihrem charakteristischen hämatitischen Belag gesellt sich der Fundort Gügleben. Die Steinkerne der Fundstellen zwischen Troistedt, Erfurt, Mühlberg und Ettenhausen (blaue Markierung) sind ohne Belag. Das einstige Conchin der Ceratitenschalen auf den stark angelösten Steinkernen des Fundortes Haina (grüne Markierung) ist in Pyrit-Erhaltung überliefert. Die unterschiedliche Konservierung des diagenetisch veränderten organischen Conchins der Schalen und die verschiedene Art der Steinkern-Genese deuten auf kleinräumigen Chemismuswechsel. Die Lebensbedingungen für Ceratiten blieben auch im Zeitabschnitt der *enodis/posseckeri*-Zone in Thüringen weiterhin wechselhaft.



**Abb. 4:** Bedeutende Fundorte der „Progenese-Morphens“ Thüringens. Der Vergleich der unterschiedlichen Konservierung der organischen Conchin-Bestandteile der Ceratitenschale auf den Steinkernen belegt kleinräumige Chemismus-Unterschiede zwischen diesen Fundorten. Mit den Güglebener Neufunden aus dem Hangenden der Schellroda-Bank wird die ökologische Besonderheit des südlichen Erfurter Lebensraumes im Verbund zu den historischen Funden im Erfurter Museumsfundus zu dieser Zeit eindrucksvoll sichtbar.

Die lückenlose Belegkette der zahlreichen „Progenese I und II Morphens“ (Ceratiten mit verkürzter Ontogenie) vom Hangenden der Gänheim-Bank bis zur *cycloides*-Bank bestätigt die Besonderheit der Ceratiten-Phylogenie im Zeitabschnitt der *enodis/posseckeri*-Zone Thüringens.

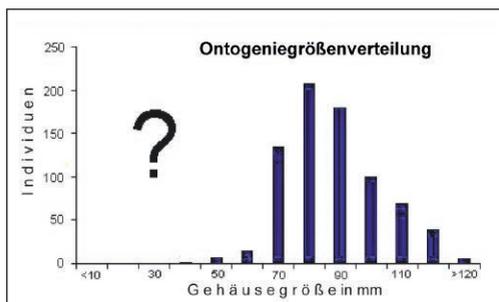


**Abb. 5:** Ausgewählte Beispiele der Güglebener „Progenese II Morphen“. Der rötlich-braune Belag auf den Steinkern-Oberflächen besteht aus diagenetisch umgewandelten hämatitischen Resten des organischen Conchins der Schale (dünner Belag) bzw. des Periostracums (Krustenbildung). Abb. 5a, *C. posseckeri*, D1 = 85 mm. Abb. 5b, *C. enodis*, D = 100 mm. Abb. 5c, *C. posseckeri*, D1 = 88 mm. Periostracum verhinderte die Auflösung der Schale. Abb. 5d, *C. enodis*, D1 = 65,5 mm. Reste des Periostracums durchgängig erhalten. Abb. 5e, *C. posseckeri*, D1 = 85 mm, echte Epökie von *Placunopsis ostracina* an der Steinkermmündung. Abb. 5f, *C. enodis*, D1 = 91 mm, echte Epökie von *Placunopsis ostracina* mit Veränderung der Spirale.

gens (REIN 2017). Sie widerlegt beispielhaft ein von URLICHS 1997, 1999 und KLUG et. al. 2005 postuliertes Aussterben der Biospezies *Ceratitis nodosus* an der Basis der Gänheim-Bank. Es ist bedauerlich, dass sich auf Urlichs biologisch-phylogenetisch und geografisch unrealistische Migrationshypothese bereits mehrere Korrelationsarbeiten (BAUD et. al. 2016, DURAND et. al. 2011, FRANZ et. al. 2015) beziehen, obwohl REIN & OCKERT (2000) diese Hypothese zuvor widerlegt hatten und REIN & WERNEBURG 2010 mit den Funden australpiner Ammonoiten aus der *enodis/posseckeri*-Zone Thüringens eine zu dieser Zeit marine Verbindung zur westlichen Palaeoethys belegen konnten. Mit den horizontal geborgenen Belegen des neuen Ceratiten-Fundortes Gügleben und den umfangreichen Funden einer weiteren Grabung in Haina (WAGNER & HEISIG 2018) vergrößert sich erneut die Kenntnis von der Größe und räumlichen Verbreitung fossiler Populationen der „Progenese I/II Morphen“ in Thüringen.

### 3.2. Populationsdynamik und Populationsgröße

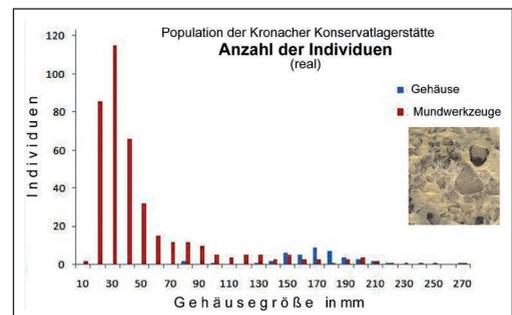
Im Säulendiagramm werden Gehäusegrößen der gefundenen Steinkerne als Ontogeniegrößen-Verteilung der Güglebener *enodis/posseckeri*-Population im Phylogene-Zeitraum des Fundhorizontes dargestellt. Das Bild vermittelt die Vorstellung einer vermeintlich normalen Gauß'schen Verteilung mit jeweils wenig jugendlichen und wenig alten Individuen. Eine derartige Altersverteilung der Individuen einer Population ist jedoch biologisch unreal. Deshalb steht das „?“ für die berechnete Frage nach der fehlenden Existenz der Belege der Größenklassen  $D1 < 50$  mm. Ceratitensteinkerne



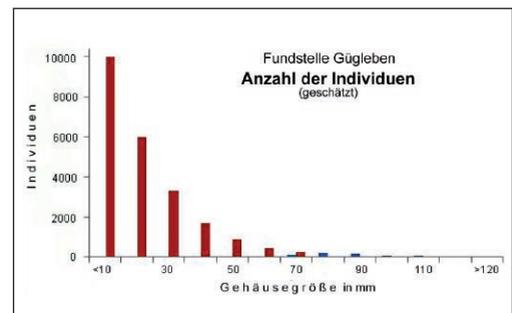
**Abb. 6:** Die scheinbar normale „Gauß'sche“ Gehäusegrößen-Verteilung der Güglebener Ceratiten-Population vermittelt ein reales Bild von den fossil erhaltenen Steinkernen. Sie ist jedoch lediglich ein Fragment der ursprünglich natürlichen Ontogeniegrößen-Verteilung.

bilden immer die Spitze eines „Eisberges“ der einstigen Populationsgröße. Die Ursache bleibt generell ein ungeklärtes spezifisches Phänomen der Steinkern-Genese juveniler Ceratiten (Mikritbildung?) des Oberen Muschelkalks. Sie erklärt die vielfach darin basierende Unkenntnis der Morphologie der Individuen dieser Ontogenie-Stadien (REIN 1993).

Einen Qualitätssprung in der Ceratiten-Forschung bewirkte die statistische Analyse der Größenverteilung mit den „Mundwerkzeugen“ der „Kronacher-Ceratiten-Platte“ (REIN 2003) aus dem Liegenden der Gänheim-Bank. Die Besonderheit dieser Lagerstätte beruht auf der gemeinsamen Konservierung von 44 Individuen in Steinkernerhaltung mit mehr als 800 kohligen orga-



**Abb. 7a:** Die Verhältnisgröße eines „Mundwerkzeuges“ zur Gehäusegröße mit dem Durchmesser  $D1$  beträgt ca. 13%. Mit diesem Parameter-Wert und den Größen der organischen Strukturen kann die Anzahl und die Größe der fossil nicht erhaltenen Gehäuse berechnet werden. Die blauen Säulen entsprechen den fossil erhaltenen Steinkernen. Die roten Säulen entsprechen den aus den konservierten organischen Strukturen berechneten fiktiven Gehäusen. Auf diese Weise entsteht ein annähernd reales Bild der Größe und altersmäßigen Zusammensetzung der Individuen einer Ceratiten-Population.



**Abb. 7b:** Die zahlenmäßige Zusammensetzung der hypothetischen Gesamtgröße der Güglebener Ceratiten-Population ergibt sich aus den grundsätzlichen Erkenntnissen aller Konservat-Lagerstätten. Sie entspricht populationsdynamisch dem Verhalten der „r-Strategie“ rezenter Arten und belegt für den Zeitraum des Fundhorizontes „p7“ eine ausgeglichene Mortalitätsrate.

nischen „Mundwerkzeugen“ unterschiedlichster Ontogeniestufen. Als Folge einer ökologischen Katastrophe repräsentiert das Massensterbe-Ereignis wegen der sofortigen autochthonen Konservierung der organischen Weichkörperreste mit den paarigen Mundwerkzeugen eine realitätsnahe quantitative Zusammensetzung der Individuen einer biologischen Population. Da die Verhältnisgröße eines „Mundwerkzeuges“ zur Gehäusegröße ca. 13% beträgt (REIN 2003), konnte mit diesem Parameter-Wert der organischen Strukturen die Anzahl und Größe der fossil nicht erhaltenen juvenilen Gehäuse berechnet werden. Das Ergebnis der Berechnung zeigt das Diagramm Abb. 7a.

Demnach entspricht bei *Ceratites spinosus* ab der Gehäusegröße  $D_1 = 50$  mm jede Verringerung des Durchmessers um einen Zentimeter annähernd einer Verdoppelung der Individuen, die Zahl der Individuen wächst exponentiell. Dieses ontogenetisch spezifische Verhalten der Biospezies wird beim Vergleich mit allen weiteren nach ökologischen Katastrophen entstandenen Konservatlagerstätten grundsätzlich bestätigt und ist deshalb von fundamentaler Bedeutung (vgl. Abb. 8). Eine auf diese Weise erfolgte autochthone und identische Einbettung der organischen Strukturen mit sofortiger Konservierung setzt eine vagil-benthische Lebensweise der Ceratiten voraus. Mit der Kenntnis der aus den Konservatlagerstätten der „Mundwerkzeuge“ gewonnenen schlüssigen ontogenetischen Verhaltensweise der Ceratiten ergibt sich mit dem Diagramm Abb. 7b für die „Progenese Morphen“ der Fundstelle Gügleben die Möglichkeit zur Darstellung einer biologisch determinierten altersmäßigen Zusammensetzung. Sie gilt für die lebenden Individuen des Zeitraums des Fundhorizontes „p7“ mit der Fläche des Güglebener Hochspannungsmastes als Lebensraum.

Die geschätzte (imaginär) 20.000 Individuen umfassende biologische Populationsgröße in der Zeit erscheint ungewöhnlich. Am übergroßen Anteil jugendlicher Individuen wird ersichtlich, dass auch frühreife „Progenese II Morphen“ sehr viele Nachkommen erzeugten. Diese Form der Populationsdynamik wird als „r“-Strategie bezeichnet. Rezente „r“-Strategen leben in der Regel in Biotopen mit unkalkulierbar wechselnden Lebensbedingungen und als Beutetiere im unteren Bereich der Basis der Nahrungspyramide. Sie sind sehr schnell geschlechtsreif, erzeugen viele Nachkommen, sind von geringer Körpergröße, haben eine niedrige Lebensspanne und besiedeln rasch neue Lebensräume.

Ein Vergleich mit dem Verhalten der fossilen Biospezies *Ceratites nodosus* zeigt, dass

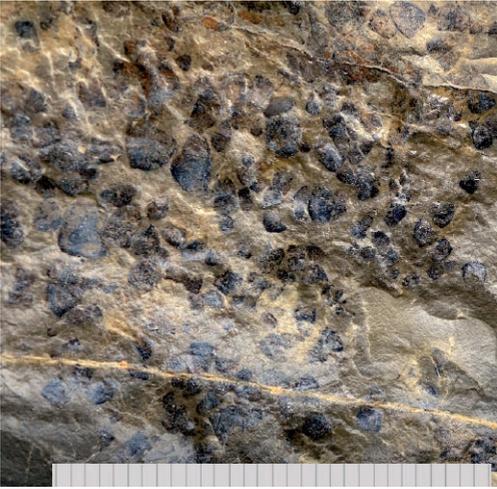
- auch die Ceratiten im Oberen Muschelkalk in Lebensräumen mit unkalkulierbar wechselnden Umweltbedingungen lebten (REIN & OCKERT 2000).
- Ceratiten beispielsweise als „Progenese Morphen“ sehr schnell geschlechtsreif gewesen sein mussten (REIN 1988, 2009, 2017).
- wie die Populationsanalysen bestätigen, alle Chronospezies sehr viele Nachkommen erzeugten (REIN 2003, 2006, 2008, 20017).

Mit diesen gemeinsamen Eigenschaften entspricht die Populationsdynamik der fossilen Biospezies der „r“-Strategie rezenter Tiergruppen. Evolutionsbiologisch sind Ceratiten ursprünglich Beutetiere.

Gleichzeitig zeigt ein weiterer Vergleich aber auch ein völlig konträres „r“-Strategie Verhalten, denn die Ontogenie von *Ceratites nodosus* endet nicht mit dem Erlangen der Geschlechtsreife im frühesten Jugendstadium. Die jeweils erreichte maximale Körpergröße ist variabel, den jeweiligen ökologischen Bedingungen (Chronospezies) angepasst und kann bis zum Riesenzwuchs führen (REIN 2007). Diese spezifische ontogenetische Verhaltensweise der fossilen Biospezies bedingt das Erreichen eines hohen Lebensalters (REIN 1997, 2017b) der Individuen. Mit dem fortwährenden Körperwachstum und dem Erreichen einer großen Lebensspanne verhält sich *Ceratites nodosus* diametral zur „r“-Strategie der rezenter Tierarten.

### 3.3. Die trophischen Beziehungen der Biospezies *Ceratites nodosus*

Die Struktur eines Ökosystems wird von der Art und Weise der Ernährung der Organismen mit den sich daraus ergebenden Nahrungsbeziehungen geprägt. Mit den zahlenmäßig **übergroßen** Ceratiten-Populationen stellt sich die Frage nach der Beziehung zu ihren lebenswichtigen Nahrungs-Ressourcen. Details zu dieser Rolle der Ceratiten im Lebensraum Muschelkalkmeer liefern wiederum die Mundwerkzeuge aus den Konservatlagerstätten. Die Morphologie der unterschiedslos paarig ausgebildeten Strukturen wurde bereits detailliert beschrieben (REIN 2003). Die vermutlich mehrheitlich aus Conchin



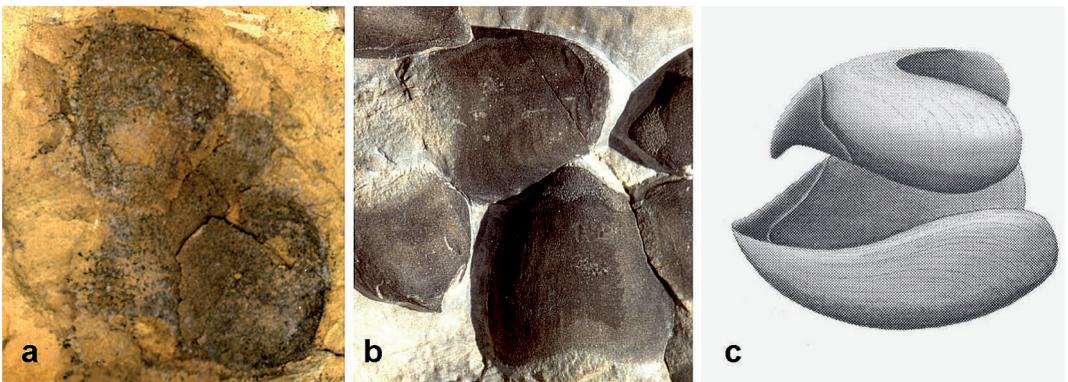
**Abb. 8:** Ein 9 cm<sup>2</sup> großer Ausschnitt einer 2800 cm<sup>2</sup> großen Konservatlagerstätte mit tausenden identisch-paarig liegenden Mundwerkzeugen aller Ontogeniestufen, mittlere *spinus*-Zone Renningen, NME 08; 200. Mit dem Parameterwert 13% und der Millimeterskala kann sich jeder Zweifler ein eigenes Säulendiagramm für die originale Ontogeniegrößenverteilung erstellen.

aufgebauten identischen zungenförmigen organischen Bildungen gehen diagenetisch in kohlig wirkende Strukturen über. Eine Separation in Oberkiefer und Unterkiefer ist wegen der morphologisch identisch paarigen Bildungen nicht durchführbar. Am Beispiel des kleinen Ausschnittes der „Renninger Konservatlagerstätte“ (Abb. 8) kann die Entstehung der Lagerstätte aktuell rekonstruiert werden.

Der Tod aller Individuen der Population muss gleichzeitig eingetreten sein. Ihre autochthone Einbettung erfolgte sicherlich noch mit dem umgebenden Weichkörper und garantierte somit die paarige fossile Lagerung. Die mit der Sedimentabdeckung gesicherte schnelle Konservierung schützte vor Aasfressern. Die statistische Auswertung aller auf diese Weise entstandenen Konservat-Lagerstätten ergibt mit den Mundwerkzeugen immer das gleichartige Bild einer Generationen-Gemeinschaft (vgl. Abb. 7a). Das setzt voraus,

- dass es keine von einer frei in der Wassersäule pelagisch in einer Generationen-Gemeinschaft lebenden Population postmortal auf engsten Raum abgesetzte Bildung sein kann.
- dass es keine willkürliche postmortale Zusammenschwemmung von Mundwerkzeugen verschiedener am Boden lebender Populationen gewesen sein kann.
- dass es sich um postmortal autochthon eingebettete Weichkörperreste vagil-benthisch lebender Individuen einer Population handeln muss.

*Ceratites nodosus* hatte eine vagil-benthische Lebensweise. Die aus den Konservatlagerstätten ersichtliche altersmäßige Zusammensetzung der Populationen der fossilen Biospezies bedingt eine für Invertebraten einzigartige soziale Lebensweise in Generationen-Gemeinschaften (REIN 2003).



**Abb. 9:** Bau und Funktion der Mundwerkzeuge. a) paarig in situ nebeneinander liegende identische kohlige Bildungen je ca. 21 mm, *C. spinosus*, Kronach Gänheim-Bank liegend. b) paarig frei liegende konvex geformte Bildungen je ca. 32 mm, *C. dorsoplanus* ?, Apolda. Jeweils Originale REIN 2003, Abb. 4a und Abb. 7. Im gleichen Rahmen wird eine Vielzahl weiterer körperlich erhaltener Bildungen detailliert beschrieben. Eine beißende Funktion zweier identischer Strukturen ist praktisch undenkbar. Die zeichnerische Darstellung Abb. c von KLUG et. al. 2012 entspricht in keiner Weise der Morphologie einer der existierenden Bildungen. Sie ist unrealistisch.

Diese Lebensweise bedingt eine für das Leben am Meeresboden des Ökosystems angepasste trophische Beziehung. Dabei erweist sich die ungewöhnliche Morphologie der Mundwerkzeuge offenbar als eine spezifisch für den Nahrungserwerb aus dem Weichboden angepasste Form (Abb. 9). Die funktionellen Gegebenheiten zeigen, dass die Ceratiten mit ihren riesigen Populationen auf einer unteren Trophiestufe der Nahrungskette des Ökosystems standen.

Der Weichboden auf dem sie leben spielt als artspezifische Nahrungs-Ressource eine existentielle Rolle. Beim Blick auf die trophischen Beziehungen der „Progenese Morphen“ wird diese Problematik verständlich. Mit dem dramatischen Rückgang der Ton/Mergel-Ressourcen im Horizont der Gänheim-Bank standen auch die Thüringer spinosen Ceratiten unmittelbar vor einer phylogenetischen Katastrophe. Erst mit dem erneuten Einsetzen der Ton/Mergel-Sedimentation aus den neuen Erosionsgebieten im Norden entstanden im Hangenden der Gänheim-Bank mit den fremdartig neuen Weichböden neue Nahrungsressourcen für die „Progenese I Morphen“. Die Anpassungsphase endete an der *cycloides*-Bank.

#### 4. Resümee

1. Mit den Populations-Belegen des Fundortes Gügleben kann das spezifische Dimorphismus-Verhalten der „Progenese Morphen“ erfasst werden. Die neuen Belege für den lückenlosen Nachweis der Individuen mit verkürzter Ontogenie von der Gänheim-Bank bis ins Hangende der *cycloides*-Bank bestätigen erneut die Besonderheit der Ceratiten-Phylogenese Thüringens.
2. Beim Versuch der graphischen Darstellung der Größe fossiler Populationen wird die Diskrepanz zu den realen Größen rezenter biologischer Populationen sichtbar. Zum Ausgleich dieser Unstimmigkeit wurden die allgemein gültigen Erkenntnisse der autochthon entstandenen Konservatlagerstätten der Ceratiten-Mundwerkzeuge genutzt.
3. Die hypothetische Zusammensetzung der Güglebener Population dokumentiert das Reproduktionsverhalten der Individuen für den Zeitraum des Fundhorizontes „p7“. Auch mit verkürzter Ontogenie erzeugten „Progenese II-Morphen“ sehr viele

Nachkommen. Somit verhalten sich Ceratiten genau wie „r“-Strategen der rezenten Tierarten, die in Lebensräumen mit unkalkulierbar wechselnden Lebensbedingungen leben, kleinwüchsig bleiben und sehr schnell geschlechtsreif sein müssen.

Andererseits unterscheidet sich die Fortpflanzungs-Strategie der fossilen Biospezies *Ceratites nodosus* wiederum grundsätzlich von allen „r“-Strategen der rezenten Invertebraten. Ceratiten wachsen kontinuierlich, reagieren mit Veränderung der Gehäusegrößen bis zum Riesenwuchs und erreichen ein hohes Lebensalter. Evolutionsbiologisch ist diese Fortpflanzungs-Strategie ein Sonderfall.

4. Die autochthone Entstehung der Konservatlagerstätten der Ceratiten-Mundwerkzeuge bezeugt ihre vagil-benthische Lebensweise. Mit der neuen Deutung der Funktionsmorphologie der Mundwerkzeuge wird die trophische Beziehung der Ceratiten zum Weichboden als Nahrungs-Ressource verständlich. Biotisch oder abiotisch verursachte Veränderungen der Bestandteile des Weichboden-Substrates als Nahrungs-Ressource sind Anlass für Katastrophen. Das gemeinsame Leben in Generationen-Gemeinschaften auf den Weichböden bedingt ein soziales Verhalten im Populationsverband. Eine vergleichbare Lebensweise im Familienverbund gibt es für rezente Invertebraten nicht. Die lückenlos belegbare Populationsdynamik der Biospezies *Ceratites nodosus* ist evolutionsbiologisch und evolutionsökologisch bislang ohne Beispiel. Sie endet mit dem nachfahrenlosen Aussterben der Biospezies *Ceratites nodosus* am Ende des Oberen Muschelkalks.

#### Dank

Die Ergebnisse dieser Arbeit beruhen auf der arbeitsintensiven Sicherung und Aufbereitung des umfangreichen Belegmaterials durch die Herren Sebastian Brandt (Kornhochheim), Kay-Uwe Elste (Weimar), Peter Thieme (Weimar) und der Hilfe von Herrn Thomas Billert (Jena) bei den Grabungsarbeiten. Dafür bedanke ich mich ganz herzlich. Bei Herrn Prof. Dr. Francis Hirsch (Univ. Naruto, Japan) bedanke ich mich für die englische Fassung des Abstract.



**Abb. 10:** Ceratiten lebten auf Weichböden in individuenreichen Generationen-Gemeinschaften. Eine vergleichbare Lebensweise im Familienverbund für rezente Invertebraten gibt es nicht. Die lückenlos belegbare Populationsdynamik der Biospezies *Ceratites nodosus* ist evolutionsbiologisch und evolutionsökologisch bislang ohne Beispiel. Diorama Naturkundemuseum Erfurt. S. Brandt.

## Literatur

- BAUD, A.; P. PLASENICA, F. HIRSCH & S. RICHOUZ (2016): Revised middle Triassic stratigraphy of the Swiss Prealps based on conodonts and correlation to the Briançonnais (Western Alps). – Swiss Geological Society, 13 S., 8 Fig.
- DURAND, M.; J.-P. CARON & H. HAGDORN (2011): Triassic of Southeast France-Provence: Var and Alpes-maritimes. – In: Pan-European Correlation of the Triassic: 8th International Field Workshop, Toulon, September 4–8, 1–64.
- FRANZ, M.; S. KAISER, J. FISCHER, C. HEUNISCH, E. KUSTATSCHER, F. W. LUPPOLD et al. (2015): Eustatic and climatic control on the Upper Muschelkalk Sea (late Anisian/Ladinian) in the Central European Basin. *Global and Planetary Change* **135**: 1–27.
- 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.
- KLUG, C. & I. JERJEN (2012): The buccal apparatus with radula of a ceratitic ammonoid from the German Middle Triassic. – *Geobios* **45**: 57–65, 6 Fig.
- REIN, S. (1988): 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.
- (1989): Ein großflächiges Ceratitenpflaster vom Drosselberg bei Erfurt – Vorläufige Mitteilung. – Veröffentlichungen des Naturkundemuseums Erfurt **8**: 21–25, 4 Abb.
- (1993): Eine Platte mit Kauapparaten der germanischen Ceratiten. – Veröffentlichungen des Naturhistorischen Museums Schleusingen **7/8**: 3–8, 7 Abb.
- (1996): In memoriam August Possecker. – Veröffentlichungen des Naturkundemuseums Erfurt **16**: 197–206.
- (1997): Über Wachstum und Lebensalter der Ceratiten. – Veröffentlichungen des Naturkundemuseums Erfurt **16**: 197–206, 11 Abb.
- (2000): Zur Lebensweise von *Ceratites* und *Germanonutilus* im Muschelkalkmeer. – Veröffentlichungen des Naturhistorischen Museums Schleusingen **15**: 25–40, 16 Abb.
- (2001): Neue Erkenntnisse zur Evolutionsbiologie der germanischen Ceratiten. – Ontogenese, Phylogenese und Dimorphismusverhalten. – Freiberger Forschungshefte C492, **9**: 99–120, 5 Abb., 4 Taf.
- (2003a): Die „Mundwerkzeuge“ der Ceratiten des Oberen Muschelkalkes. – Analyse der „Kronacher Ceratitenplatte“. – Veröffentlichungen des Naturhistorischen Museums Schleusingen **18**: 17–26, 20 Abb.
- (2003b): Zur Biologie der Ceratiten der *spinusosus*-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): „Black layer“ bei Ceratiten – eine Fehldiagnose und ihre Konsequenzen. – *Semana* **23**: 87–94, 10 Abb.
- (2009): Stratigraphie und Fossilführung des Oberen Muschelkalkes bei Eisenach und Jena. – *VERNATE* **28**: 31–49, 10 Abb., 7 Taf.
- (2011): Zur Biologie der Ceratiten der *enodis/posseckeri* Zone – Ergebnisse einer Populationsanalyse. – *VERNATE* **30**: 29–48, 13 Abb., 6 Taf.
- (2017a): Speziation, Phylogenie und Ontogenie der Biospezies *Ceratites nodosus* und das Chronospezies-Konzept. – *VERNATE* **36**: 47–64, 18 Abb.
- (2017b): Die etwas andere biologische Organisation und Lebensweise der fossilen ektocochleaten Cephalopoden des Oberen Muschelkalks (Mitteltrias). – *Semana* **32**: 43–60, 5 Abb., 6 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 (2010): *Parapinacoceras* und *Gymmites* (Ammonoidea) aus der *enodis/posseckeri*-Zone im Oberen Muschelkalk (Mittel-Trias, Ladin) Thüringens. – *Semana* **25**: 87–100, 9 Abb., 1 Tab.
- URLICHS, M. (1997): Die Gattung *Ceratites* (Ammonoidea) aus dem Muschelkalk der Provence (Mitteltrias, Südost-Frankreich). – *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, B*, **252**: 12 S., 5 Abb.
- (1999): Cephalopoden im Muschelkalk und Lettenkeuper des Germanischen Beckens. – in: *Trias – Eine ganz andere Welt*. – München, Pfeil, S. 343–354, 19 Abb.
- URLICHS, M. & R. MUNDLOS (1987): *Rhizocorallium* als Begleiter der Bruchsalcer Ceratiten-Pflaster (SW-Deutschland; Mitteltrias, Oberer Muschelkal, *evolutus*-Zone). – *carolinea*, **45**: 7–11, 4 Abb.
- WAGNER, S. & K. HEISIG (2018): Forschungsgrabung des Naturkundemuseums Erfurt in der *enodis/posseckeri*-Zone des Oberen Muschelkalks (Trias, Ladin) von Haina. – *VERNATE* **37**: im Druck.

**Anschrift des Verfassers:**

Siegfried Rein  
Hubertusstr. 69  
99094 Erfurt-Rhoda

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 2018

Band/Volume: [37](#)

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

Artikel/Article: [Die scheinbare „r“-Strategie der Progenese-Ceratiten des Fundortes Gügleben/Thüringen und die evolutionsbiologische Bedeutung der „Mundwerkzeug-Konservatlagerstätten“ \(Mittlere Trias, Ladin\) 51-62](#)