Sturia brandti n. sp. und *Sephardonautilus* nov. gen. – Immigranten, Migrationswege und Korrelationen im Oberen Muschelkalk (Mittlere Trias)

Siegfried Rein

Zusammenfassung

Als neu entstandenes Ökosystem ist der Obere Muschelkalk ein tektonisch dominiertes Binnenmeer. Immigrierte Makrofossilien aus den alpinen und sephardischen Faunenprovinzen ermöglichen die biostratigraphische und chronostratigraphische Korrelation.
In der unteren *trinodosus*-Zone migrierte „*Germanonautilus salinarius*“ aus der austroalpin-dinarischen Faunenprovinz über eine helvetisch-alemannische Pforte in das neu entstandene Binnenmeer. Aus der Stammart entstand kladogenetisch *Germanonautilus bidorsatus.* Auf dem gleichen Weg migrierte in der mittleren *trinodosus*-Zone *Sturia sansovinii* aus der austroalpinen Faunenprovinz und bildete kladogenetisch die neue Spezies *Sturia brandti* n. sp.
Der bedeutsamste Schritt der Besiedlung des Ökosystems Oberer Muschelkalk erfolgte im unteren Illyrian aus der sephardischen Faunenprovinz durch eine einmalig kurzzeitig tektonisch geöffnete burgundisch-rheinische Pforte. Mit *Sephardonautilus tridorsatus* nov. comb. als Typusart der neuen Gattung *Sephardonautilus* nov. gen. und der Stammart *Sephardonautilus salinarius* wird die verwandtschaftliche Verbundenheit zwischen den Individuen des Muschelkalkmeeres und der sephardischen Faunenprovinz dokumentiert.
Gleiches gilt für die nach allopatrischer Speziation aus einer unbekannten Art der Gattung *Ceratites* de Haan der sephardischen Faunenprovinz entstandene evolutionäre Art *Ceratites nodosus*.
Die Stammart *Sephardonautilus salinarius* aus der *trinodosus*-Zone der oberen Gevanim-Formation von Makhtesh Ramon belegt chronologisch die Korrelation des Migrationsweges des *Sephardonautilus tridorsatus.* Die Morphokline der beispiellos eurypotenten evolutionären Art *Ceratites nodosus* ermöglicht die lückenlose biostratigraphische Gliederung des Oberen Muschelkalkes.

Populationen der südalpinen Morphen *Flexoptychites angustoumbilicatus* und *Protrachiceras recubariense* immigrierten hypothetisch zeitgleich mit dem Brachiopoden *Punctospirella fragilis*. Der Zeitpunkt dieser vierten Immigrationsphase entspräche chronostratigraphisch und biostratigraphisch dem Anisian/Ladinian Wechsel. Mit physiologischer Anpassung überleben *Flexoptychites* und *Protrachiceras* in SW Deutschland von der *evolutus*-Zone bis in die *spinosus*-Zone. Sie erwarten einen neuen kladogenetischen Artstatus.
Für die Festlegung des Anisian/Ladinian Wechsels im Oberen Muschelkalk ergäbe sich die *Spiriferina*-Bank mit dem Wechsel von der *compressus*-Zone zur *evolutus*-Zone. Er korreliert in der südalpinen Faunenprovinz mit dem Wechsel von der *secedensis*-Zone zur *curionii*-Zone.
Die Immigranten aus dem Ladin der Schreyeralm-Formation *Parapinacoceras thiemei* und *Gymnites brunzeli* besiedeln kurzzeitig das Beckeninnere in Thüringen.
Durch die allopatrische Speziation einer unbekannten Spezies der Gattung *Ceratites* de Haan aus der sephardischen Faunenprovinz entstanden die Schwester-Arten *Ceratites nodosus* und *Ceratites tornquisti*. Die Phylogenese der Spezies *Ceratites tornquisti* beginnt im unteren Illyrian in der Palaeotethys und endet im Longobardian im Thüringer Grenzdolomit als Chronospezies *Ceratites schmidi*. Die Klärung der bislang unbekannten Phylogenese von *Ceratites tornquisti* in den Lebensräumen Dobrudscha, Sardinien,Vicentin, Provence und Thüringen bleibt einer detaillierten Analyse vorbehalten.

Abstract

***Sturia brandti* n. sp. and *Sephardonautilus* nov. gen. – immigrants, migrations pathes and correlations in the Upper Muschelkalk (Middle Trias)**

As a newly formed ecosystem, the Upper Muschelkalk is a tectonically dominated inland sea. Immigrated macrofossils from the alpine and sephardic faunal provinces enable the biostratigraphic and chronostratigraphic correlation.
In the lower *trinodosus* zone „*Germanonautilus salinarius*“ migrated from the austroalpine-dinaric faunal

province via a Helvetic-Alemannic gate into the newly formed inland sea. *Germanonautilus bidorsatus* developed cladogenetically from the stem species. In the same way *Sturia sansovinii* migrated in the middle *trinodosus* zone from the austroalpine faunalprovince and formed cladogenetically the new species *Sturia brandti* n. sp.

The most significant step in the colonisation of the Upper Muschelkalk ecosystem took place in the lower Illyrian from the Sephardic faunal province through a Burgundian-Rhenish gate which was tectonically opened for a short time. With *Sephardonautilus tridorsatus* comb. nov. as type species of the new genus *Sephardonautilus* now. gen. and the new stem species *Sephardonautilus salinarius* the relationship between the individuals of the Muschelkalk Sea and the Sephardic faunal province is documented.

The same applies to the evolutionary species *Ceratites nodosus*, which originated after allopatric speciation from an unknown species of the genus *Ceratites* de Haan of the Sephardic faunal province.

The strain *Sephardonautilus salinarius* from the *trinodosus* zone of the upper Gevanim-formation of Makhtesh Ramon proves the chronological correlation of the migration path of *Sephardonautilus tridorsatus*.

The morphocline of the unprecedentedly eurypotent evolutionary species *Ceratites nodosus* allows the complete biostratigraphic classification of the Upper Muschelkalk.

Populations of the southern alpine morphs *Flexoptychites angustoumbilicatus* and *Protrachiceras recubariense* immigrated hypothetically simultaneously with the brachiopod *Punctospirella fragilis*. The time of this fourth immigration phase would correspond chronostratigraphically and biostratigraphically to the Anisian/Ladinian change. With physiological adaptation *Flexoptychites* and *Protrachiceras* survive in SW Germany from the *evolutus*-zone to the *spinosus*-zone. They expect a new cladogenetic species status.

For the determination of the Anisian/Ladinian change in the Upper Muschelkalk, the Spiriferina Bank would result with the change from the *compressus*-zone to the *evolutus*-zone. It correlates in the southern alpine faunal province with the change from the *secedensis*-zone to the *curionii*-zone.

The immigrants from the Ladinian of the Schreyeralm formation *Parapinacoceras thiemei* and *Gymnites brunzeli* briefly colonize the interior of the basin in Thuringia.

The allopatric speciation of an unknown species of the genus *Ceratites* de Haan from the Sephardic faunal province gave rise to the sister species *Ceratites nodosus* and *Ceratites tornquisti*.

The phylogeny of the species *Ceratites tornquisti* starts in the lower Illyrian in the Palaeotethys and ends in the Longobardian in the Thuringian border dolomite as Chronospezies *Ceratites schmidi*. The clarification of the so far unknown phylogeny of the species *Ceratites tornquisti* in the habitats Dobrudscha, Sardinia, Vicentin, Provence and Thuringia is reserved for a detailed analysis.

Key words: Oberer Muschelkalk**,** *Sephardonautilus* nov. gen., *Sturia brandti* n. sp., *Ceratites nodosus, Ceratites tornquisti*, biostratigraphy, chronostratigraphy, evolutionary biology

1. Einleitung

In der Mitteltrias war das heutige Mitteleuropa ein im Südosten durch das Böhmisch-Vindelizische Hochland und das Karpaten Vorland vom Palaeotethys-Ozean getrennter Senkungsraum. Epirogenetisch und eustatisch verursacht wurde er durch die Ostkarpatische Pforte und später durch die Schlesisch-Mährische Pforte geflutet (Abb. 2a). So entstand im Unteren Muschelkalk als flaches Randmeer der Palaeotethys die Peritethys (Szulc 2000). Mit einem nördlich geschlossenen Küstenrand erstreckte es sich von Polen über Deutschland bis nach Frankreich und den Nordrand der Schweiz. Bis zum mittleren Anisian erfolgte über diese Pforten die Faunen-Migration ungehindert aus den asiatischen und alpinen Faunen-Provinzen der Palaeotethys (Kozur 1974). Die paläogeographische Position dieser Wanderwege aus der am Südostrand direkt anliegenden Palaeotethys in dieses Randmeer ist relativ gut bestimmt. Die fossilarmen Karbonate des Unteren Muschelkalks ermöglichen jedoch keine beckenweite Biostratigraphie mit Makrofossilien. Deshalb sind wegen fehlender biostratigraphischer Referenzprofile chronostratigraphische Korrelationen mit dem Tethys-Raum lediglich mit Conodonten möglich (Narkiewicz & Szulc 2004).

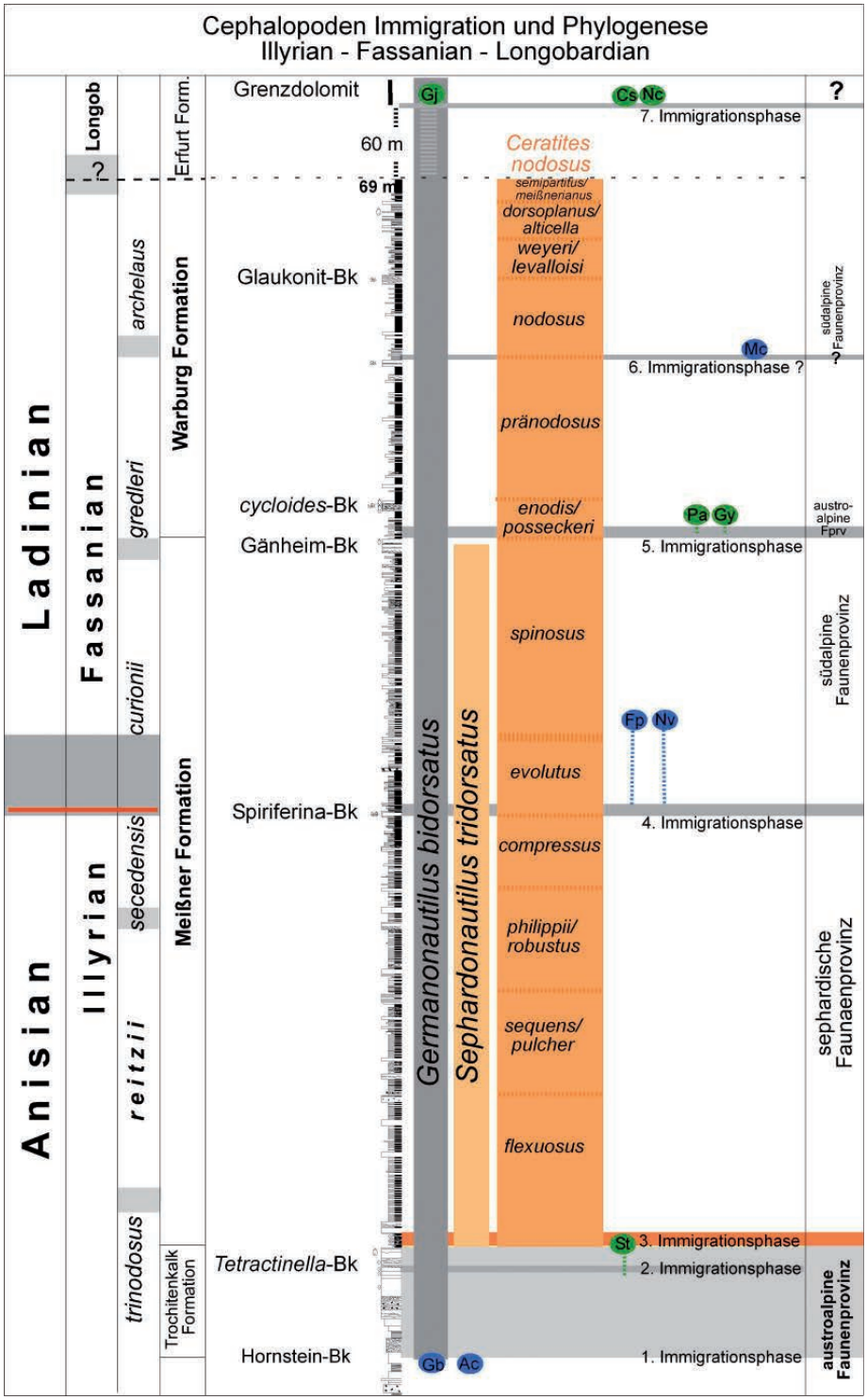

Abb. 1: Biostratigraphie und Korrelation des Oberen Muschelkalkes
Es bedeuten: **Gb** – *Germanonautilus bidorsatus*, **Ac** – *Arcestes* sp., **St** – *Sturia brandti*, **Nv** – *Nevadites* sp., **Fp** – *Flexoptychites* sp., **Pa** – *Parapinacoceras thiemei*, **Gy** – *Gymnites brunzeli*, **Mc** – *Michelinoceras* sp., **Gj** – *Germanonautilus jugatonodosus*, **Cs** – *Ceratites schmidi*, **Nc** – *Neoclypites ?peregrinus*. Die Korrelation der Thüringer Trochitenkalk-Formation mit der *trinodosus*-Zone der alpinen Palaeotethys und der sephardischen Neotethys gelingt mit *Germanonautilus salinarius*, *Sturia sansovinii* und *Sephardonautilus hirschi* nov. gen. Damit entspricht das Profil der GSS (Global Stratigraphic Scale).

Nach der Schließung der östlichen Pforten wurde die marine Verbindung zur Palaeotethys völlig unterbrochen. Mit dem durch erhöhte Verdunstung verursachten extremen Anstieg der prozentual im Meerwasser gelösten Salze erloschen im Mittleren Muschelkalk über 1,1 Ma Jahre weitgehend die Lebensbedingungen.

2. Der Obere Muschelkalk

Im Gegensatz zu den im Unteren Muschelkalk paläogeographisch relativ gut definierten östlichen Pforten eines Randmeeres bleiben im Oberen Muschelkalk alle Deutungen für Pfortenöffnungen zum Tethys-Ozean hypothetisch. Im Unterschied zum Unteren Muschelkalk sind die Karbonate des Oberen Muschelkalkes jedoch ungewöhnlich fossilreich. Sie garantieren mit Makro-Fossilien die Erstellung einer hochauflösenden Biostratigraphie und ermöglichen eine chronologische Dokumentation des neu entstandenen Ökosystems der Germanischen Faunenprovinz. Die evolutionäre Entwicklung der Organismen erfolgte nach ihrer Immigration unter endemischen Bedingungen. Die Immigration einer Art endete mit reproduktiver Isolation von ihrer Stammart und der kladogenetischen Entstehung einer neuen Spezies.
Das biostratigraphische Profil belegt mit Makro-Fossilien sieben Immigrations-Phasen in dieses Binnenmeer und damit neue Artbildungen (Abb. 1). Als chronologische Dokumentation ermöglichen sie die Korrelation mit verschiedenen tethyalen Faunen-Provinzen und die Rekonstruktion hypothetischer Wanderwege der Immigranten.
Als Schinznach-Formation ist in der Nordschweiz der Obere Muschelkalk vollständig ausgebildet (Pietsch et. al. 2016, Adams et. al. 2019). Makro-Fossilien belegen die südwestlichste Ausdehnung des Muschelkalkmeeres (Merki 1961).
Ganz im Osten der Schweiz liegt das St. Galler Rheintal. Es grenzt an Österreich und Liechtenstein. Eine Verbindung über die Alpenrhein-Depression zum Westrand der Palaeo-Tethys erscheint deshalb geologisch denkbar („Western-Gate“, Szulc 2000). Sie würde den kürzesten Wanderweg am östlichen Schwarzwald-Rand durch SW Deutschland in das Becken bedeuten („Alemannische Pforte“, Bachmann et. al. 2010).
Favorisiert wurde bislang eine marine Verbindung nach Süden über eine „Burgundische Pforte“. Zumindest die aus der sephardischen Faunenprovinz der Neotethys in das Muschelkalk-Meer immigrierten Cephalopoden müssten diesen burgundischen Weg zwischen den Vogesen und dem westlichen Schwarzwaldrand durch eine „Rheinische Pforte“ benutzt haben (Rein 2016).

3. Die Immigrationsphasen

3.1 Erste Immigrationsphase (Abb. 1, Abb. 2b/x)
Mittlerer Muschelkalk, Diemel-Formation

Rhyncholithes hirundo (*Germanonautilus*) (**Gb**): Fundort Oßmaritz bei Jena, Thüringen, Liegendes der Oberen Hornsteinbank, Knaust 1991.
Arcestes sp. (**Ac**): Fundort Weil der Stadt vom östlichen Schwarzwaldrand, SW Deutschland, Liegendes der Hornsteinbank (Hohenstein 1913, Schmidt 1928).

3.2 Zweite Immigrationsphase (Abb. 1, Abb. 2b/y)
Oberer Muschelkalk, Trochitenkalk-Formation,*Tetractinella*-Bank, Thüringen

Tetractinella trigonella:Ökostratigraphische Leitbank
Sturia sansovinii (**St**)**:** Fundort Geilsdorf bei Stadtilm. Hangendes der *Tetractinella*-Bank, Thüringen.

3.3 Dritte Immigrationsphase (Abb. 1)
Oberer Muschelkalk, Meißner-Formation, *flexuosus*-Zone, Thüringen

Ceratites nodosus: Hessisch-Thüringische-Senke (Seidel 2013), Thüringen, Troistedt, ca. 1 Meter über *Tetractinella*-Bank (Rein 2007, 2017)
?*Germanonautilus tridorsatus*: Hessisch-Thüringische-Senke, Thüringen, Troistedt, ca. 1 Meter über *Tetractinella*-Bank (Rein 2016)

3.4 Vierte Immigrationsphase (Abb. 1)
Oberer Muschelkalk, Meißner-Formation, *Spiriferina*-Bank, SW Deutschland

Punctospirella fragilis: Ökostratigraphische Leitbank
Flexoptychites angustoumbilicatus **(N):** Fundort Gundelsheim, *spinosus*-Zone, (Urlichs & Kurzweil 1997)
Protrachiceras recubariense **(P):** Fundort Steinbruch am Winterrain bei Weissach, SW-Deutschland, mittlere *spinosus*-Zone (Urlichs 1978)

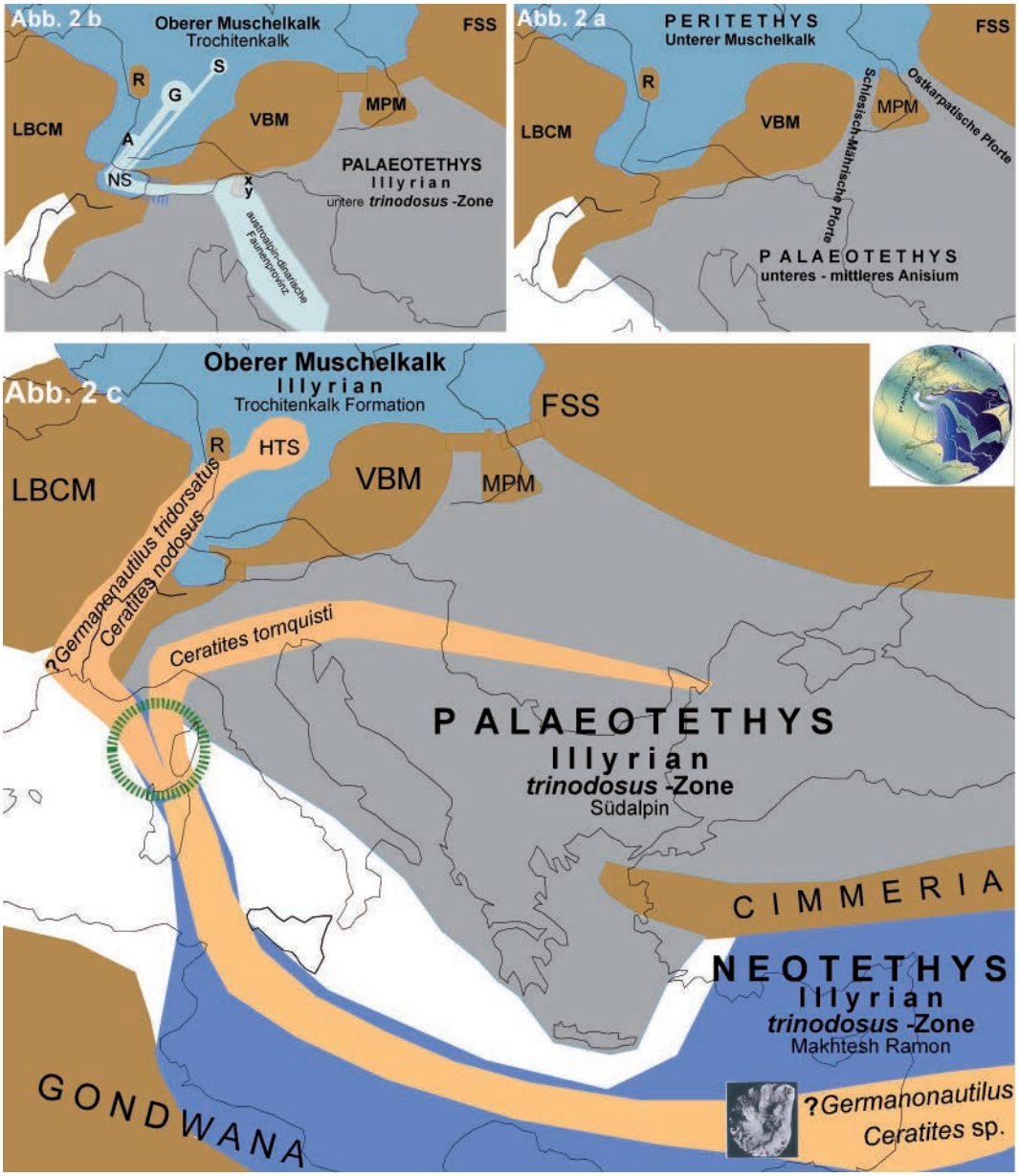

Abb. 2: Immigration, Korrelation und Migrationswege

Es bedeuten: **LBCM –** London-Braband-Central Massiv, **R –** Rheinisches Massiv, **VBM –** Vindelizisch-Böhmisches Massiv, **MPM –** Malo-Polska Massiv, **FSS –** Fennosarmatischer Schild, **NS –** Nordschweiz. Palaeogeographie im Anis nach STAMPFLI & BORREL 2002. *Ceratites* aus Sinai (SPATH 1946).

Abb. 2a. Der Untere Muschelkalk **–** Peritethys (SZULC 2000) **–** ist ein offenes Randmeer der Palaeotethys. Chronostratigraphische Korrelationen sind nur mit Conodonten möglich.

Abb. 2b. Die erste Besiedlung des neuen Ökosystems erfolgte in der unteren *trinodosus*-Zone aus der Schreyeralm-Formation (**x**) mit *G. salinarius* (**G**) und *Arcestes* sp. (**A**) hypothetisch über die nördliche Schweiz (**NS**). Die zweite Immigrationsphase erfolgte in der mittleren *trinodosus*-Zone aus der Steinalm-Formation (**y**) mit *Sturia sansovinii* (**S**) bis in das Beckeninnere.

Abb. 2c. In einer dritten Immigrationsphase migrierten in der oberen *trinodosus*-Zone Cephalopoden aus der sephardischen Faunenprovinz. Dabei kam es durch Aufspaltung einer unbekannten sephardischen Stammart der Gattung *Ceratites* DE HAAN zur allopatrischen Speziation der Schwesterarten *Ceratites nodosus* und *Ceratites tornquisti* (grüner Ring). Aus der provisorischen Gattung *?Germanonautilus* wird *Sephardonautilus* nov. gen.. Der hypothetisch kurzzeitig tektonisch geformte Weg führte über eine burgundisch-rheinische Pforte bis in das Beckeninnere (**HTS**).

Die lückenhafte Phylogenese der Schwesterart *Ceratites tornquisti* erstreckt sich von der Dobrudscha über das Vicentin und die Provence bis nach Sardinien. Die Faunenprovinzen und unbekannte Faunenrefugien werden in den Abbildungen von 2c bis 3d dargestellt.

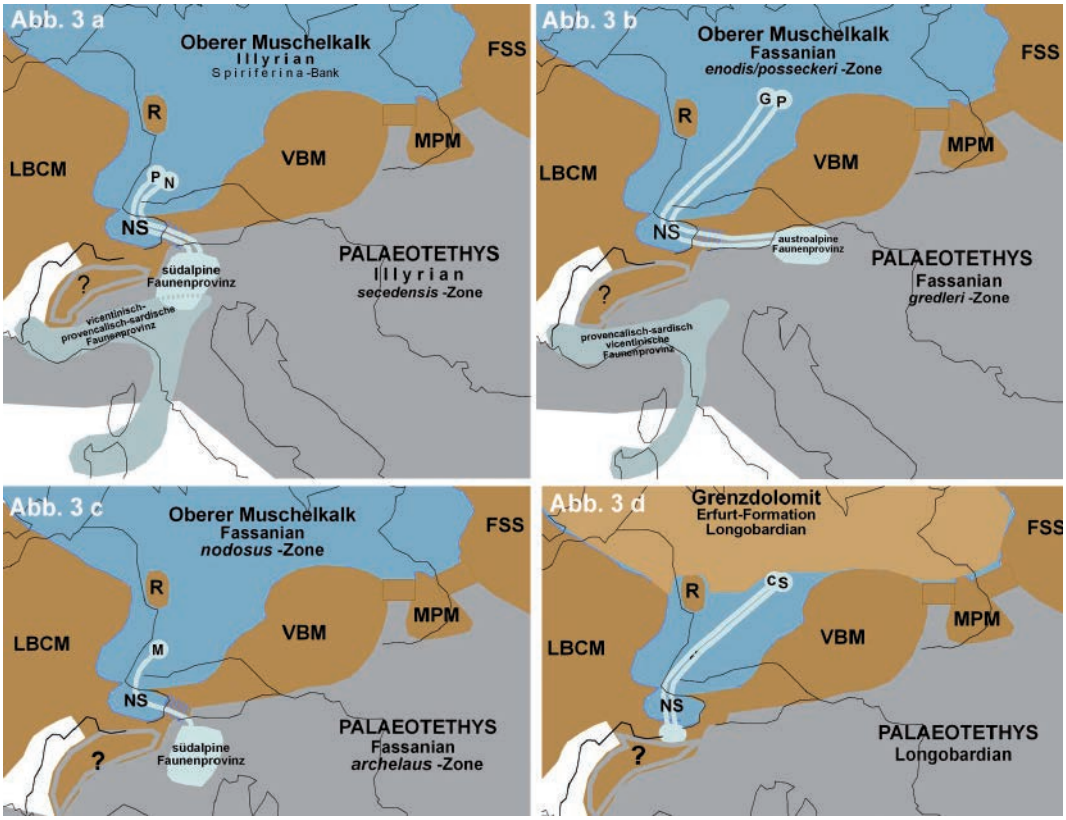

Abb. 3a: Aus der südalpinen *secedensis*-Zone migrieren Populationen von *Nevadites* sp. (**N**) und *Flexoptychites* sp. (**P**) mit *Punctospirella fragilis* bis in den südwestdeutschen Raum. Ihnen gelingt die physiologische Anpassung an die ökologischen Bedingungen von der *evolutus*-Zone bis in die *spinosus*-Zone. Wenn diese hypothetische Darstellung akzeptiert wird, korreliert der alpine Anisian/Ladinian Wechsel mit der *compressus*/*evolutus*-Zone im Oberen Muschelkalk.
Abb. 3b: In der *enodis/posseckeri*-Zone immigrieren im unteren Fassanian aus der austroalpinen Faunenprovinz *Pinacoceras* sp. und *Gymnites* sp. bis in das Beckeninnere. Juvenile *Gymnites brunzeli* bestätigen ihre kurzzeitige erfolgreiche physiologische Anpassung an die Ökologie des Oberen Muschelkalkes.
Abb. 3c: Wiederum aus der südalpinen Faunenprovinz immigriert im mittleren Fassan wahrscheinlich in der *nodosus*-Zone *Michelinoceras* (**M**) bis in den südwestdeutschen Raum.
Abb. 3d: Aus einem unbekannten alpinen Refugium migrieren bis in den Thüringer Grenzdolomit der Erfurt-Formation *Ceratites schmidi* (**C**) und *Neoclypites ?peregrinus* (**S**)

3.5 Fünfte Immigrationsphase (Abb. 1)
Oberer Muschelkalk, Warburg-Formation,Thüringen

Pinacoceras sp. **(Pa**): Fundort Ettenhausen bei Eisenach, Thüringen, Warburg Formation, *enodis/posseckeri*-Zone (Rein 2009, Rein & Werneburg 2010).
Gymnites sp. (**Gy**): Fundort Ohrdruf bei Gotha, Thüringen, Warburg Formation, *enodis/posseckeri*-Zone (Rein & Werneburg 2010).

3.6 Sechste Immigrationsphase (Abb.1)
Oberer Muschelkalk, Warburg-Formation, SW Deutschland

Michelinoceras campanile (**Mc**): Fundort *Trigonodus* Dolomit von Buigen bei Mönsheim, SW Deutschland, stammt aufgrund der Begleitfauna vermutlich aus der *nodosus*-Zone (Schröder 1977, Urlichs & Schröder 1980).

3.7 Siebente Immigrationsphase (Abb. 1)
Unterer Keuper, Erfurt-Formation, Grenzdolomit, Thüringen

Ceratites schmidi (**Cs**): Fundorte: Sülzenbrücken und Reisdorf, Thüringen, Grenzdolomit (Zimmermann 1883, Philippi 1901, Müller 1969, 1970, 1973).

Neoclypites ? peregrinus (**Nc**): Fundort Reisdorf, Thüringen, Grenzdolomit (Müller 1973).
Germanonautilus jugatonodosus (**Jn**): Branchewinda, Thüringen, Grenzdolomit (Zimmermann 1889, Rein 2014, 2015, Urlichs & Mundlos 1984, Urlichs 2000, 2015).

4. Beschreibung

4.1 Immigration von *Germanonautilus salinarius* aus der austroalpin-dinarischen Faunenprovinz (Schreyeralp-Formation) (Abb. 2 b/x)

In der Mitteltrias erstreckt sich mit gemeinsamer Fauna von Han Bulog bis zu den Schreyeralmkalken des Salzburger Landes die austroalpin/dinarische Faunenprovinz. Die Schreyeralp ist die Typlokalität des *Nautilus salinarius* Mojsisovics, 1882 und *Arcestes* sp. Sie belegt mit *Paraceratites trinodosus* ein illyrisches Alter. *Nautilus salinarius* wird auch von der Schiechlinghöhe (Diener 1900) und Han Bulog (Hauer 1887) beschrieben.
An der Basis des Illyrian erfolgte in der unteren *trinodosus*-Zone auch die erste Immigrationsphase in den im Oberen Muschelkalk neu entstehenden Lebensraum. Die immigrierten *Nautilus salinarius* und *Arcestes* sp. aus der austroalpin/dinarischen Faunenprovinz ermöglichen die erste chronostratigraphische und biostratigraphische Korrelation mit der Palaeotethys. Deskriptiv wurde aus *Nautilus salinarius* Mojsisovics, 1882 als Stammart die neue Spezies *Nautilus bidorsatus* Schlotheim, 1820. Beide Arten wurden von Mojsisovics (1902) in der neu gefassten Gattung *Germanonautilus* vereint und *Germanonautilus bidorsatus* als Typusart der neuen Gattung bestimmt.
Paläogeographisch ist der gewählte Wanderweg über die Alpenrhein-Depression hypothetisch. Mit der Ausbildung des Oberen Muschelkalks belegt die Schinznach Formation in der Nordschweiz (Pietsch et. al. 2016, Adams et. al. 2019) jedoch die Möglichkeit einer marinen Verbindung über die Alemannische Pforte (Bachmann et. al. 2010) nach SW-Deutschland.

Mit dem Fund des ***Rhyncholithes hirundo*** aus dem Mittleren Muschelkalk von Jena (Knaust 1991) wird die Immigration des *Germanonautilus salinarius* aus dem austroalpinen Raum der Palaeotethys in der *trinodosus*-Zone belegt. Da der Kiefer ein Teil des Weichkörpers ist, kann ein postmortaler Transport ausgeschlossen werden. Somit ist sein Fund im Beckeninneren ein Beweis für die erfolgreiche Besiedlung des neuen Lebensraumes in der oberen Diemel-Formation. Er ist weiterhin ein physiologischer Beleg für die ungewöhnliche eurypotente Anpassungsfähigkeit des Nautiliden. Die nach seiner reproduktiven Isolation neu entstandene Spezies *Germanonautilus bidorsatus* bleibt die einzige alpine Cephalopoden-Spezies die sich auf Dauer im Oberen Muschelkalk integrieren konnte.
Stratigraphisch beginnt der Obere Muschelkalk in SW-Deutschland und Thüringen mit der Hornsteinbank. Bislang wurde der Fund von *Arcestes* sp. aus dem Mittleren Muschelkalk SW Deutschlands als postmortal passiv transportierte Schale gedeutet. Am Beispiel von *Germanonautilus* wird jedoch deutlich, dass die aktive Besiedlung des neuen Lebensraumes bereits in der Diemel Formation mit dem ersten Frischwasser der transgredierenden Palaeotethys einsetzte. Korreliert mit der Immigration des *Germanonautilus salinarius* entspricht das der unteren *trinodosus*-Zone.

4.2. Immigration von *Tetractinella trigonella* und *Sturia sansovinii* aus der austroalpinen Faunenprovinz (Steinalm-Formation) (Abb. 2b/y)

Die Konstellation der Immigration des Brachiopoden *Tetractinella trigonella* und des Cephalopoden *Sturia sansovinii* unterscheidet sich von der Immigration des *Germanonautilus salinarius*. *Tetractinella trigonella* ist aus der Fazies der Schreyeralm-Formation (Schreyeralp, Schiechlingshöhe) nicht nachgewiesen (Bittner 1890). Bekannt ist *Tetractinella trigonella* aus der *binodosus*-Zone der östlichen Kalkalpen, dem Balaton Highland und Recoaro (Bittner 1890, Torti&Angiolini 1997, Palfy 2003). Bedeutsam erscheint deshalb der Nachweis von *Tetractinella trigonella* aus der *trinodosus*-Zone der Steinalm-Formation (Broili1927).
Dagegen ist *Sturia sansovinii* ein durch seine weite horizontale Verbreitung wichtiges Leitfossil der *trinodosus*-Zone (Diener 1900). Belegt aus der Typlokalität Schreyeralmkalk (Mojsisovics 1882), der Schiechlinghöhe (Diener 1900) und der Steinalm-Formation (Broili 1927, Schnetzer 1934).

Ein erneutes Beispiel für die weite horizontale Verbreitung als wichtiges Leitfossil der *trinodosus*-Zone ist der *Sturia sansovinii* Beleg im Thüringer Muschelkalk. Der Fund wurde am 24. Juni 2016 beim Bau der Bundesstraße B 90 bei Geilsdorf (R 44 35 590; H 56 22 800) im Aushub gemacht. Mit diesem Fund wird die Korrelation der oberen Trochitenkalk-Formation in Thüringen mit der alpinen mittleren *trinodosus*-Zone bestätigt. Er besitzt deshalb einen besonderen Wertstatus für die chronostratigraphische Korrelation zwischen der germanischen und alpinen mittleren Trias.

Der Fundort Geilsdorf liegt im Beckenzentrum und die Fundlage stratigraphisch etwa 3,5 Meter über dem Immigrationsniveau der *Tetractinella trigonella*. *Sturia sansovinii* war sicherlich kein einzelnes Individuum, sondern Teil einer Einwanderer-Population. Bedingt durch die territoriale und reproduktive Isolation von ihrer alpinen Stammart entstand unter endemischen Bedingungen eine neue kladogenetische Spezies.

Systematik

Familie Ptychitidae Mojsisovics, 1882
Gattung *Sturia* Mojsisovics, 1882
Typusart *Sturia sansovinii* Mojsisovics, 1882
Art *Sturia brandti* n. sp.

Beschreibung von *Sturia brandti* n. sp.

Holotypus: Einzelfund am 24.06 2016, Fundort Geilsdorf (R 44 35 590; H 56 22 800), Oberer Muschelkalk, Trochitenkalk-Formation Thüringen, Sammlung des Naturkundemuseums Erfurt, Sammlungs-Nr. NME C16;200.

Erhaltung: Es liegt ein halbseitig erhaltener Steinkernrest mit 120° des Phragmokon-Umganges vor. Außer limonitischen Belägen auf der Steinkernoberfläche als diagenetisch umgewandelte Reste des Hypostracums sind keine Schalenreste fossil erhalten. Deshalb fehlen Oberflächen-Strukturen der Lateralseite.

Derivatio nominis: Der Artname *Sturia brandti* n. sp. bezieht sich nicht nur auf den Finder des Fossils sondern auf die vielseitigen Leistungen des verdienstvoll im Thüringer Muschelkalk tätigen Sebastian Brandt aus Kornhochheim.

Vergleich mit dem Original von *Sturia sansovinii* Mojsisovics, 1882

Größe: Die Breite des Fundes beträgt marginal 124 mm. Die Höhe der Windung nimmt von ca. 65 mm auf 86 mm

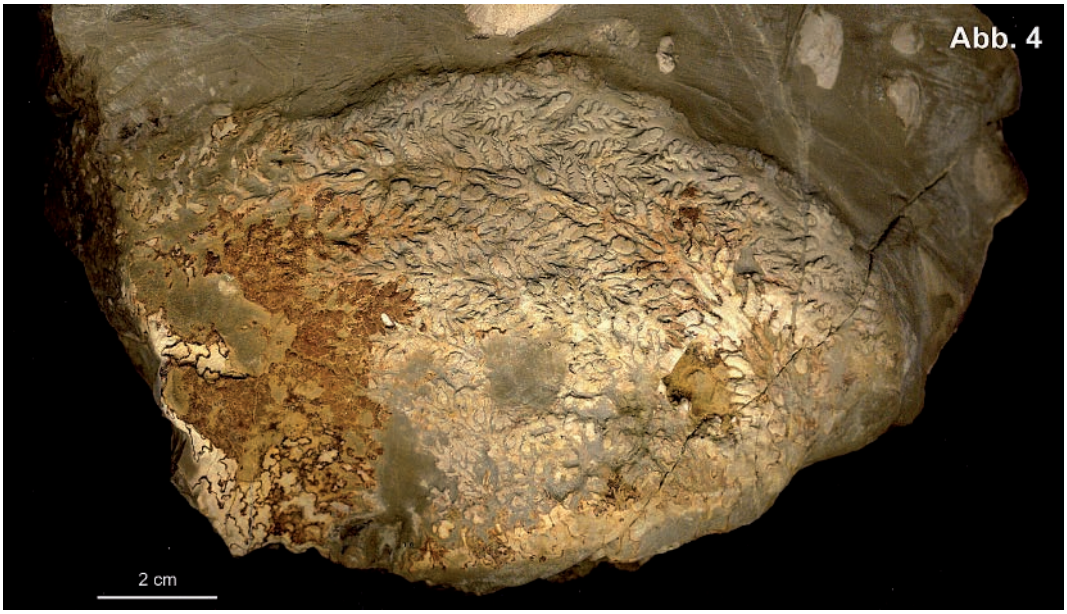

Abb. 4: *Sturia brandti* n. sp., Geilsdorf, untere Meißner-Formation Thüringen

zu. Der Gehäusequerschnitt Q = (b/h)*100 kann nur angenähert berechnet werden. Er beträgt gleichbleibend 46. Die Werte der Windungshöhe des Originals betragen 68 mm und der Gehäusequerschnitt 41.
Mojsisovics (1882) beschreibt den Phragmokon-Durchmesser des größten ihm vorliegenden Exemplares mit 135 mm. Mit einem rekonstruierten Gesamt-Durchmesser von ca. 225 mm (Abb. 6) liegt die Größe des Thüringer Fundes geringfügig über den Funden der Schreyeralp-Morphen Mojsisovics.

Suturvergleich (Abb. 5)

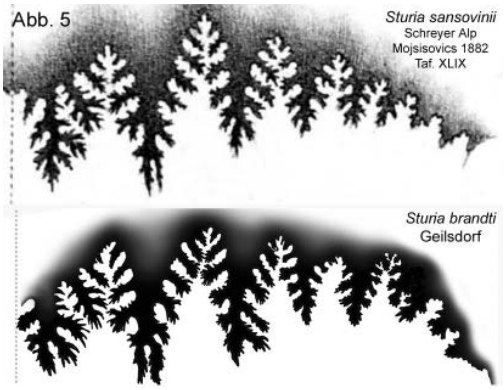

Abb. 5: Sutur-Vergleich von *Sturia sansovinii* Mojsisovics und *Sturia brandti* n. sp.

Loben: Es sind nur fünf Auxiliarloben ausgebildet. Der Externlobus wird durch einen breiten, auf die Seitenflanken übergreifenden Medianhöcker geteilt. Der Externlobus ist breiter wie beim Original. Auch der erste und zweite Lateralloben spaltet zweispitzig deutlich breiter wie beim Original auf.
Sättel: Der Externsattel erscheint wie beim Original breit und besitzt einen deutlichen Außenast. Die Sättel sind schmal, hoch, zugespitzt, in der oberen Hälfte bis auf den schmalen Sattelstamm eingeschnitten und unten mit einem breiten, nicht zerschnittenen Sattelstamm versehen. Der Externsattel ist wie beim Original etwas niedriger als der erste Lateralsattel.
Die Sutur des Thüringer Fundes unterscheidet sich beim Vergleich mit dem Original von *Sturia sansovinii* Mojsisovics, 1882 deutlich bei der Ausbildung der Lateralloben und der Sattelstämme.

Abb. 6: Rekonstruktion der Gehäusegröße von *Sturia brandti* n. sp.

4.3. Die Immigration der sephardischen Cephalopoden (Abb. 2c)

Die Cephalopoden der dritten Immigrationsphase im basalen Illyrian, *?Germanonautilus tridorsatus* Böttcher, 1938 und *Ceratites nodosus* Schlotheim,1820, waren keine Arten aus dem alpinen Tethysraum sondern fremde Formen der Neotethys. Den realen Zeitpunkt der Immigration in das Muschelkalkmeer belegt der Fossilbericht (Rein 2008, 2016, 2017).
Im Oberen Muschelkalk Thüringens erstreckt sich die Trochitenkalk-Formation (basales Illyrian) von der oberen Hornsteinlage bis einen Meter über die *Tetractinella*-Bank. Mit dem Fazieswechsel über dieser ökostratigraphischen Leitbank (Hagdorn & Simon 1993) beginnt in Thüringen die Meißner-Formation und biostratigraphisch mit den ersten Ceratiten die *flexuosus*-Zone. In den Ton/Mergel Lagen dieser Biozone erfolgt der erste gemeinsame fossile Nachweis der Cephalopoden *?Germanonautilus tridorsatus* und *Ceratites nodosus.*

Er belegt ihre gemeinsame Immigration über die Rheinische Pforte (Rein 2017) in die Hessisch-Thüringische Senke (Seidel 2013) und damit direkt in das Zentrum des Muschelkalkmeeres. Der Migrationsweg in die germanische Faunenprovinz ist hypothetisch (Abb. 2c). Er kann jedoch biostratigraphisch und chronostratigraphisch mit der genealogischen Korrelation des *?Germanonautilus tridorsatus* nachvollzogen werden (Rein 2016).
Eine statistisch-biometrische Analyse ergab, dass die ursprünglich zur Gattung *Germanonautilus* Mojsisovics, 1902 gestellte Form *Germanonautilus tridorsatus* Böttcher, 1938 morphologisch und physiologisch zu einer eigenen Gattung gestellt werden müsste (Rein 2016). Da der Ursprung der Stammreihe der Spezies *?Germanonautilus tridorsatus* Böttcher, 1938 in der sephardischen Faunenprovinz liegt, wurde vorerst der Gattungsbegriff *?Germanonautilus* gewählt.

Von Kummel (1960) wurden die nautiliden Morphen aus Areif en Naqa und Makhtesh Ramon (Sinai/Negev) mit steilem Nabeleinfall zur Gattung *Germanonautilus* Mojsisovics, 1902 gestellt. Daraufhin beschreibt Parnes (1986) die Nautiliden aus der oberen Gevanim Formation von Makhtesh Ramon synonym als *Germanonautilus salinarius* Mojsisovics, 1902 und stellt alle weiteren sephardischen nautiliden Formen mit steilem Nabeleinfall gleichfalls zu *Germanonautilus*. Das ist eine Fehldiagnose, denn die Nabelwand von *Germanonautilus* fällt schräg vom Umbilikalrand zur Naht ein.
Der Gattungsbegriff *Germanonautilus* Mojsisovics, 1902 wird somit für die sephardische Morphe ungültig. Gleiches gilt für alle weiteren von Parnes (1986) zu *Germanonautilus* gestellten sephardischen Spezies.

Der steile Nabeleinfall der Steinkerne der sephardischen nautiliden Morphen ist auch ein Merkmal der Muschelkalk Gattung *?Germanonautilus*. Für dieses gemeinsame Merkmal der Steinkernerhaltung wird die neue Gattung *Sephardonautilus* nov. gen. aufgestellt. Auf Grund der oben beschriebenen gemeinsamen Gattungsmerkmale wird die Spezies *?Germanonautilus tridorsatus* Böttcher, 1938 in die neu aufgestellte Gattung *Sephardonautilus* nov. gen. transferiert und *Sephardonautilus tridorsatus* (Böttcher, 1938) als Typusart gekennzeichnet.

***Sephardonautilus* nov. gen.**

Beschreibung
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 ein an der Basis breit gerundeter hyponomischer Sinus. 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°.
Die Art *Sephardonautilus tridorsatus* (Böttcher, 1938) nov. comb. entstand im unteren Illyrian im Oberen Muschelkalk nach reproduktiver Isolation von der Stammart S*ephardonautilus salinarius* (Parnes, 1986) und starb im Unteren Fassanian im Hangenden der Gänheim-Bank aus.

Systematik

FamilieTainoeratitidae Hyatt, 1883
Gattung *Sephardonautilus* nov. gen.
Typusart *Sephardonautilus tridorsatus* (Böttcher, 1938)

Alle von Parnes (1986) als Germanonautilus beschriebenen Taxa werden in die neue Gattung *Sephardonautilus* nov. gen.gestellt:
Sephardonautilus salinarius (Parnes, 1986) nov. comb.
Sephardonautilus saharonicus (Parnes, 1986) nov. comb.

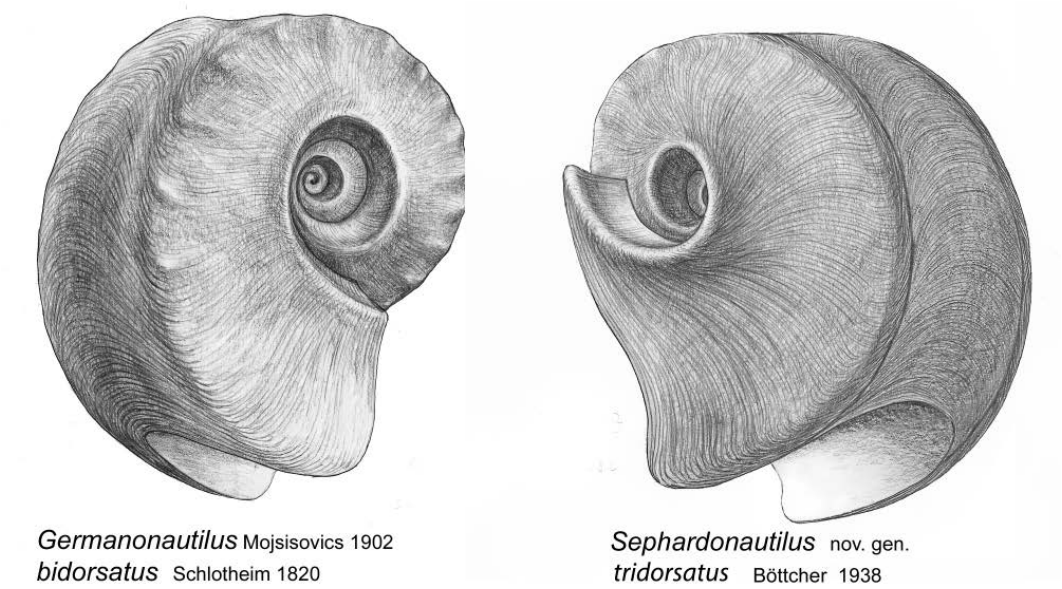

Abb. 7: *Germanonautilus bidorsatus* und *Sephardonautilus tridorsatus*

Sephardonautilus bidorsatus bidorsatus (Parnes, 1986) nov. comb.
Sephardonautilus bidorsatus jugosus (Parnes, 1986) nov. comb.
Sephardonautilus bartovi (Parnes, 1986) nov. comb.
Sephardonautilus bartovi bartovi (Parnes, 1986) nov. comb.
Sephardonautilus bartovi tumidus (Parnes, 1986) nov. comb.
Sephardonautilus bartovi gravidus (Parnes, 1986) nov. comb.
Sephardonautilus ellipticus (Parnes, 1986) nov. comb.

Die morphologischen Unterschiede der Gattungen *Germanonautilus* und *Sephardonautilus* nov. gen. werden beim Vergleich sichtbar. Die neue Gattung *Sephardonautilus* wird durch die erweiterte Beschreibung der Typusart *Sephardonautilus tridorsatus* (Böttcher, 1938) definiert (Rein 2016). Alle in der Beschreibung der Typusart aufgeführten morphologischen und physiologischen Details sind der außerordentlich guten Fossilerhaltung des thüringischen Muschelkalks zu verdanken.

***Ceratites* sp. der Gattung *Ceratites* de Haan, 1825**

Der oberste Teil der Gevanim-Formation vertritt nach Parnes (1986) die Basis der *trinodosus*-Zone und damit das untere Illyrian. Somit entspricht das Fundniveau des *Sephardonautilus salinarius* chronostratigraphisch der dritten Immigrationsphase in das Muschelkalkmeer (Abb. 1c). Leider fehlen in diesem Horizont die Ammoniten. Somit gibt es aus Israel keine fossilen Belege die den ceratitiden Immigranten entsprechen. Aussagen zur Morphologie und Genealogie der unbekannten Stammform liefern zwei mäßig erhaltene Phragmokone mit kräftiger dichotom-Skulptur und ceratitischer Sutur von Areif en Naqa aus dem ägyptischen Sinai. Sie wurden von Spath (1946) mit Vorbehalt als flexuose Formen zu *Progonoceratites* gestellt. Die Evolution der unbekannten Spezies der Gattung *Ceratites* de Haan endet mit der kladogenetischen Aufspaltung der Population am Ende ihres tektonisch geprägten gemeinsamen Wanderweges (grüner Ring, Abb.1c).
Durch diese allopatrische Speziation entstanden die zwei Schwester-Arten *Ceratites nodosus* und *Ceratites tornquisti*. Ein derartiger paläogeographischer und chronostratigraphischer Nachweis eines Speziationszeit-

punktes ist ein evolutionsbiologisches Modellbeispiel für das biologische und evolutionäre Artkonzept in der Paläontologie (Willmann 1985, Reif 2009). Die fossil lückenlos belegte Morphokline der endemischen evolutionären Art *Ceratites nodosus* beginnt in der Hessisch Thüringischen Senke (**HTS**) der germanischen Faunenprovinz (Abb. 2c). Die Phylogenese der Spezies *Ceratites tornquisti* der Gattung *Ceratites* de Haan beginnt in der *trinodosus*-Zone ohne fosssilen Nachweis in einer hypothetischen vicentinisch-romanischen Faunenprovinz zwischen den Südalpen (Recoaro) und der Dobrudscha (Zibil) Abb. 2c.
Durch die von außen auferlegte Separation der Populationen entstand eine reproduktive Isolation der Individuen zwischen dem endemischen Binnenmeer (Oberer Muschelkalk) und der unberechenbar offenen Palaeotethys. Die Unterbrechung des Genflusses führte zu einer ungleichmäßigen Allelen-Verteilung der getrennten Populationen und hatte eine Merkmalsdivergenz zur Folge.

4.4.Der Anisian/Ladinian Wechsel und die Immigration aus der südalpinen Faunenprovinz (Abb. 3a)

Die vierte Immigrationsphase im oberen Illyrian entspricht der Migration des Brachiopoden *Punctospirella fragilis* und vermutlich der Muschel *Chlamys* (*Praechlamys*) *reticulata*. In der südalpinen Faunenprovinz ist *Punctospirella fragilis* im oberen Anisian vereinzelt ohne erkennbaren Leitwert nachgewiesen (Bittner 1890, Torti & Angiolini 1997).
Im Oberen Muschelkalk bildet der immigrierte Brachiopode mit der Spiriferina-Bank eine wichtige ökostratigraphische Leitbank (Hagdorn & Simon 1993). Sie belegt an der Basis der *evolutus*-Zone ein reales Immigrations-Ereignis. Die Funde der zwei alpinen Ammoniten *Flexoptychites angustoumbilicatus* und *Protrachiceras recubariense* stammen jedoch aus der *spinosus*-Zone SW Deutschlands. Da der Obere Muschelkalk kein zur Palaeotethys offenes Randmeer war wirft diese erneute Immigration verschiedene Fragen auf:

- Entspricht der Fundhorizont im Muschelkalk chronostratigraphisch und biostratigraphisch wirklich dem südalpinen Horizont der Immigranten?
- Handelt es sich um passiv postmortal transportierte einzelne Schalen (Urlichs & Kurzweil 1997) oder um aktive Immigrationsversuche alpiner Ammonoideen?

Der von Urlichs & Kurzweil (1997) beschriebene *Flexoptychites angustoumbilicatus* ist nach Brack & Rieber (1993) eine häufige bis zum Anisian/Ladinian Wechsel in der *secedensis*-Zone ohne bedeutsame Merkmalsänderung durchgehende Spezies.
Nach Urlichs (1978) wäre *Protrachiceras recubariense* jedoch als problematische Spezies der *curionii*-Zone zu deuten, da sie morphologisch keiner bekannten Form entspricht. Dagegen stellen Brack & Rieber (1993) und Brack et. al (1995, 1996, 1999) die Morphe als *Nevadites* sp. in die *secedensis*-Zone. Mietto et al. (2018) wiederum bestimmen die Morphe als *C. pemphix* (Merian) aus dem Intervall zwischen der *chiesense*-Subzone und dem basalen Teil der *curionii*-Subzone.
In der südalpinen Buchenstein-Formation liegt die – GSSP – Anisian/Ladinian Grenze am Übergang der *secedensis* zur *curionii*-Zone (Storck et. al. 2018). Aus diesem stratigraphisch bedeutsamen Grenzbereich stammen nach Ansicht der Spezialisten die *Flexoptychites* und *Protrachiceras* der südwestdeutschen *spinosus*-Zone. Sie besitzen deshalb einen besonderen Wertstatus für die chronostratigraphische Korrelation zwischen der germanischen und alpinen mittleren Trias.
Zwei Varianten zum Immigrations-Zeitpunktder alpinen Morphen können diskutiert werden.

Variante 1: Mit einem weiteren zeitlichen Immigrationsfenster würde damit die Anisian/Ladinian-Grenze im Oberen Muschelkalk in die mittlere *spinosus*-Zone verlegt und die Fundlage entspräche chronostratigraphisch und biostratigraphisch der Buchenstein-Formation. Die Fundsituation könnte kausal auf postmortal transportierte einzelne Schalen oder einen kurzzeitig erfolglosen Immigrationsversuch der alpinen Ammoniten zurückgeführt werden.
Variante 2: Bei zeitgleicher Immigration der südalpinen Ammoniten mit dem Brachiopoden *Punctospirella fragilis* wäre ein postmortaler Transport einzelner Schalen ausgeschlossen. Der Zeitpunkt der vierten Immigrationsphase entspräche chronostratigraphisch und biostratigraphisch einem erfolgreichen Immigrationsversuch ganzer Populationen beim Anisian/Ladinian Wechsel.
Nach erfolgter territorialer und reproduktiver Isolation entwickelten sich die immigrierten Ammoniten bis in die *spinosus*-Zone zu eigenen kladogenetischen Spezies. Die konservativen *Flexoptychites* verblieben ohne und *Protrachiceras* mit unbekannten morphologischen Ver-

änderungen. Auf diese Weise werden die Gründe für die widersprüchlichen taxonomischen Bestimmungen der Spezialisten (Brack et. al 1999, Mietto et. al. 2018, Urlichs 1978) verständlich. Lediglich für die beiden kladogenetisch neuen Muschelkalk-Spezies müssen neue Namen gesucht werden.

Für die Festlegung des Anisian/Ladinian Wechsels im Oberen Muschelkalk nach Variante 2 ergäbe sich der Immigrationshorizont des Brachiopoden *Punctospirella fragilis*. Er entspricht mit der Spiriferina-Bank dem Wechsel von der *compressus*-Zone zur *evolutus*-Zone und korreliert in der südalpinen Faunenprovinz mit dem Wechsel von der *secedensis*-Zone zur *curionii*-Zone.

Ceratites tornquisti

Der fossile Nachweis der Spezies *Ceratites tornquisti* erstreckt sich von Sibil in der Dobrudscha (Anastasiu 1898 u. a.) über Recoaro und Schio im Vicentin (Mietto et. al. 2018, u. a., Tornquist 1898) und die Provence (Philippi 1901 u. a.) bis nach Sardinien (Tornquist 1901 u. a.). Im Unterschied zur Schwesterart *Ceratites nodosus* kann für *Ceratites tornquisti* wegen gravierender Lücken im Fossilbericht keine Morphokline erstellt werden. Von immenser Bedeutung für das Verständnis der weitgehend unbekannten Phylogenese der zweiten Tochterart von *Ceratites* sp. de Haan ist der neue Fund eines *Ceratites tornquisti* in der *secedensis*-Zone durch Mietto et. al. (2018). Er ermöglicht morphologisch und chronologisch einen realen Vergleich mit den Individuen der westlichen provencalisch-sardischen Faunenprovinz (Abb. 2 a/b/c/d). Die Unterbrechung des Genflusses zur Spezies *Ceratites nodosus* führte zu einer ungleichmäßigen Allelen-Verteilung der getrennten Populationen und hatte eine Merkmalsdivergenz zur Folge. Deshalb bleiben Merkmals-Vergleiche beider Arten ein weiterhin interessantes Forschungsthema (vgl. Brandt & Rein 2019). Auch wenn bei dieser weiträumigen territorialen Verbreitung weitere Separationen der Populationen und damit neuer kladogenetischer Spezies und Chronospezies entstanden, bleiben genealogisch alle Morphen immer Angehörige der Gattung *Ceratites* de Haan. Deshalb bleibt die Klärung der bislang unbekannten Phylogenese der Spezies *Ceratites tornquisti* in den Lebensräumen Dobrudscha, Sardinien,Vicentin und Provence oder noch unbekannten Refugien der westlichen Alpen wie dem Brianconnais einer detaillierten Analyse vorbehalten.

5. Erneute Immigration aus der austroalpin-dinarischen Faunenprovinz (Schreyeralp-Formation) (Abb. 3b)

Mojsisovics, 1873–1902, 1882 (Schreyeralp), Hauer, 1887, 1892, 1896 (Han Bulog) und Diener, 1900, 1916 (Schiechlinghöhe) beschreiben *Pinacoceras und Gymnites* aus der austroalpin-dinarischen Faunenprovinz. Nach Tollmann (1976) reichen die Schichten der Schreyeralmkalke bedingt durch Kondensation bis in das Unterladinian. In der unteren *enodis/posseckeri*-Zone immigrierten Populationen von *Pinacoceras und Gymnites* bis in das Beckeninnere Thüringens. Juvenile Individuen der neuen Spezies *Gymnites brunzeli* und *Parapiancoceras thiemei* belegen ein zumindest kurzzeitig erfolgreiches Anpassungs-Verhalten alpiner Ammoniten an die Muschelkalkfazies (Rein & Werneburg 2010). Die *enodis/posseckeri*-Zone könnte demnach mit der *gredleri*-Zone korreliert werden.

6. Immigration von *Michelinoceras campanile* aus der südalpinen Faunenprovinz (Abb. 3c)

Aus der südalpinen Faunenprovinz beschreibt Mojsisovics (1869) *Orthoceras campanile* aus der *archelaus*-Zone der Wengen Formation. Folglich könnte der fragliche Fund des *Michelinoceras campanile* aus der *nodosus*-Zone SW Deutschlands unter Vorbehalt mit der *archelaus*-Zone korreliert werden.

7. *Ceratites schmidi* Zimmermann, 1882

Der erste Ceratit aus der Grenzdolomit-Region Thüringens wurde von Zimmermann1882 in Sülzenbrücken bei Erfurt gefunden und ein Jahr danach provisorisch abgebildet als *Ceratites schmidi* beschrieben (Zimmermann 1883). Dem damaligen Kenntnisstand entsprechend erweiterte Philippi (1901) die Beschreibung mit einer vollständigen Abbildung (Abb. 8 a/aa). Aufgrund der fastigaten Skulpturbildungen als Folge einer Ver-

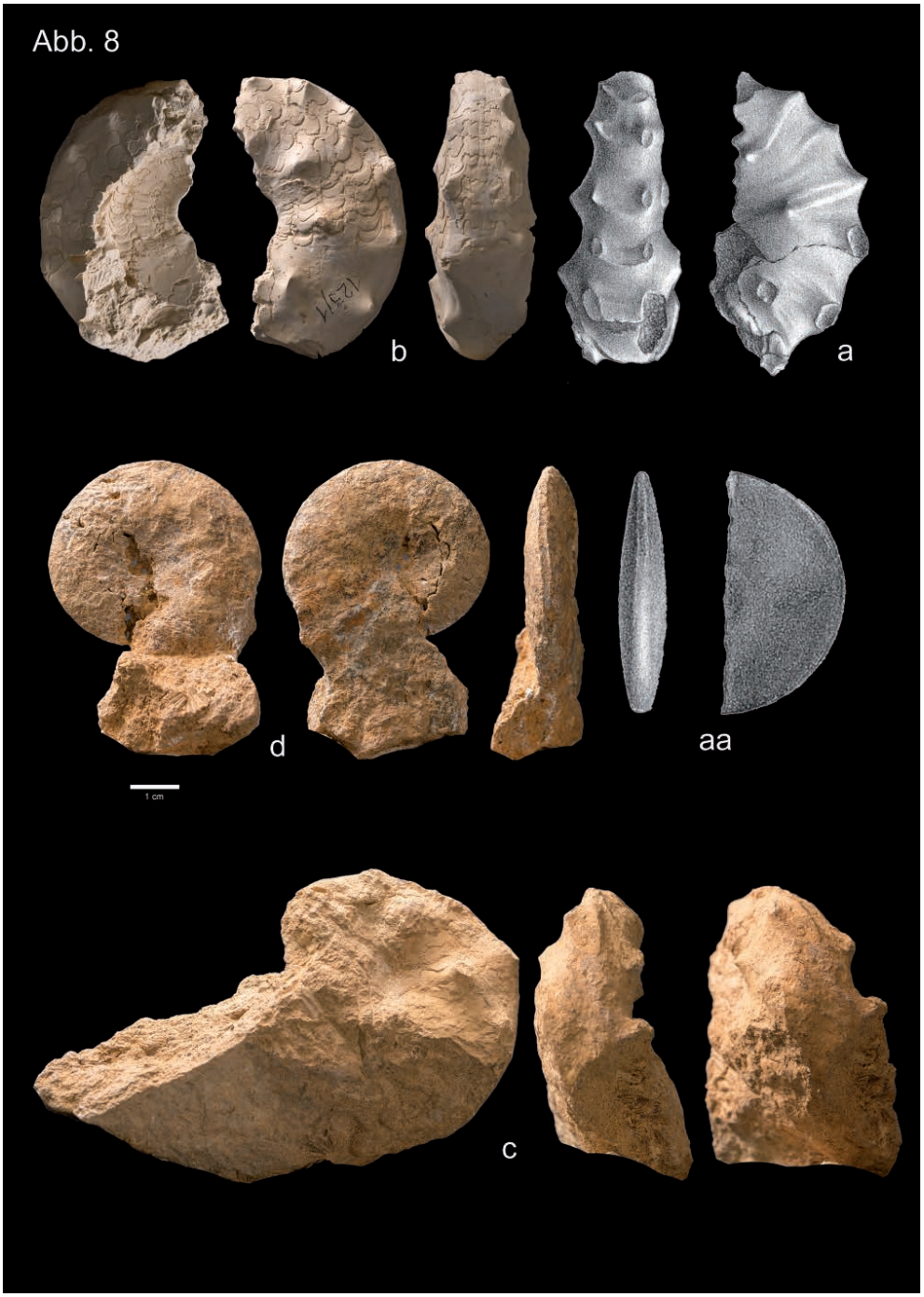

Abb. 8: *Ceratites schmidi* und *Neoclypites ? peregrinus*
a) *Ceratites schmidi,* Original Philippi 1901, Abb. 5 und 5a, aa) *Ceratites schmidi,* Original Philippi 1901, Abb. 5b und 5c, b) *Ceratites schmidi,* Gipsabgüsse vom zweiten Fund 1961 (paläont. Sammlung Halle Nr. H 61), Museum TU Freiberg Nr. 123/1, c) *Ceratites schmidi,* Original vom dritten Fund 1970, paläont. Sammlung TU Freiberg Nr. 144/1, d) *Neoclypites ? peregrinus,* Original, paläont. Sammlung TU Freiberg Nr. 144/2

letzung auf dem Venter löste Spath (1934) den Fund aus der Gattung *Ceratites* de Haan 1825 und stellte ihn unberechtigt in eine eigene Gattung *Alloceratites* (eine Verletzung bedingt keine taxonomische Änderung). Mit dem Fund eines zweiten Ceratiten aus dem thüringischen Grenzdolomit in der Ziegeleigrube Reisdorf bei Apolda (1961) ergab sich ein taxonomisches Problem, denn das neue Belegstück besitzt eine skulpturfreie glatte Externseite (Abb. 8 c/d). Um für den Reisdorfer Fund nicht eine neue Art und eine neue Untergattung schaffen zu müssen, stellte Müller (1969) daraufhin *Ceratites schmidi* wieder zur Gattung *Ceratites* de Haan und versetzte das Taxon *Alloceratites* Spath, 1934 in den Rang einer Untergattung.

Mit weiteren Neufunden aus dem Grenzdolomit der Ziegeleigrube Reisdorf (Abb. 8 e/f) veränderte sich die taxonomische Zuordnung erneut (Müller 1973). Beim ersten Belegstück handelt es sich um die „Normalform" eines *Ceratites schmidi*. Das zweite hat ein flaches scheibenförmiges Gehäuse mit einer teilweise median auf dem Venter verlaufenden Furche. Es wird als neue Spezies *Neoclypites ?peregrinus* n. sp. beschrieben. Kozur (1971) nimmt an, dass *Israelites ramonensis* aus dem Ladinian Israels gewisse übereinstimmende Merkmale der beiden Morphen besitzt und vermutet, chronostratigraphisch bedingt, engere verwandtschaftliche Beziehungen zwischen *Alloceratites* und *Hungarites* als mit *Ceratites*. So löst Müller (1973) *Ceratites schmidi* endgültig von der Gattung *Ceratites* de Haan und stellt die Ceratiten aus dem Thüringer Grenzdolomit allein zu *Alloceratites* Spath, 1934.

Mit der kladogenetischen Aufspaltung einer Population der Gattung *Ceratites* de Haan in die Schwesterarten *Ceratites tornquisti* und *Ceratites nodosus* klärt sich der genealogische Ursprung (Abb. 2c). Die endemische Phylogenese der evolutionären Art *Ceratites nodosus* endet im Oberen Muschelkalk an der Basis der Erfurt Formation mit dem Aussterben der Spezies. Parallel verläuft die heterogene Evolution der Schwesterart räumlich und reproduktiv getrennt in der Palaeotethys. Unabhängig von weiteren Artaufspaltungen in der Phylogenese verbleiben alle Nachfahren der Art *Ceratites tornquisti* Teil der Gattung *Ceratites* de Haan. Deshalb erfolgte die Immigration im Longobardian aus einem unbekannten Refugium der Palaeotethys als Spezies *Ceratites schmidi* (Abb. 3/c).

Unsicher ist lediglich die Deutung der medianen Rinne des „*Neoclypites ? peregrinus*". Das Gehäuse steckte ursprünglich mit der Ventralseite in einem körnigen dolomitischen Block. Nur wenn die Rinne mechanisch durch Herausbrechen entstand, wäre es ein juveniles Individuum der Gattung *Ceratites* de Haan und ein Nachfahre der ursprünglichen Schwesterart *Ceratites tornquisti*. Ansonsten bleibt die Genealogie der Spezies *Neoclypites ? peregrinus* unbekannt.

Ein anderes Problem bereitet die Migration des *Germanonautilus jugatonodosus* in den Grenzdolomit. Nach Merki (1961) endete der Obere Muschelkalk im östlichen Schweizer Jura mit dem Äquivalent des Grundgipses. Demnach wäre das südliche Randgebiet des Muschelkalkmeeres in der nördlichen Schweiz zu einem Rückzugsraum der marinen Muschelkalk-Fauna auch für *Germanonautilus bidorsatus* geworden (Rein 2014). Nachdem Pietsch et. al. (2016) die stratigraphische Reichweite des Unteren Keupers korrigierten, muss die Immigration des *Germanonautilus jugatonodosus*, ohne Bezug zur Phylogenese des *Germanonautilus bidorsatus*, revidiert werden (Urlichs 2000, 2015, Rein 2015).

8. Fazit

Als neu entstandenes Ökosystem ist der Obere Muschelkalk mit seinen stets kurzzeitig wechselnden marinen Verbindungen zu verschiedenen Faunen-Provinzen der Palaeotethys und Neotethys ein tektonisch dominiertes Binnenmeer. Immigrierte Makrofossilien ermöglichen die biostratigraphische und chronostratigraphische Korrelation und Rekonstruktion der von *Germanonautilus bidorsatus* und *Sephardonautilus tridorsatus* chronologisch markierten hypothetischen Wanderwege mit hypothetischen Pforten in das Binnenmeer.

Als erster migriert in der unteren *trinodosus*-Zone *Germanonautilus salinarius* aus der austroalpin-dinarischen Faunenprovinz der Palaeotethys über eine hypothetische ***helvetisch-alemannische Pforte*** bis in das Beckeninnere. Der aus der Stammart kladogenetisch entstandenen Spezies *Germanonautilus bidorsatus* gelang die physiologische Anpassung an alle wechselnden Ökosysteme von der Diemel-Formation bis zur Erfurt-Formation.

Aus der austroalpinen Faunenprovinz migrierte in der mittleren *trinodosus*-Zone
Sturia sansovinii auf dem gleichen Weg bis in das Beckeninnere und bildete kladogenetisch die neue Spezies *Sturia brandti* n. sp.

Der bedeutsamste Schritt der Besiedlung des Ökosystems Oberer Muschelkalk erfolgte im unteren Illyrian aus der Sephardischen Faunenprovinz. Durch eine einmalig kurzzeitig tektonisch geschaffene ***burgundisch-rheinische Pforte*** migrierten fremdartige Cephalopoden aus der Neotethys in das Binnenmeer.
Mit *Sephardonautilus tridorsatus* nov. comb. als Typusart der neuen Gattung *Sephardonautilus* und der Stammart *Sephardonautilus salinarius* wird die verwandtschaftliche Verbundenheit zwischen den Individuen des Muschelkalkmeeres und der sephardischen Faunenprovinz dokumentiert.
Gleiches gilt für die nach allopatrischer Speziation als Schwesterart aus einer unbekannten Spezies der Gattung *Ceratites* de Haan der Sephardischen Faunenprovinz entstandene evolutionäre Spezies *Ceratites nodosus*.
Die Stammart *Sephardonautilus salinarius* aus der *trinodosus*-Zone der oberen Gevanim Formation von Makhtesh Ramon belegt die chronologische Korrelation des Migrationsweges des kladogenetisch entstandenen *Sephardonautilus tridorsatus* im Oberen Muschelkalk.
Die Morphokline der beispiellos eurypotenten evolutionären Art *Ceratites nodosus* ermöglicht die lückenlose biostratigraphische Gliederung des Oberen Muschelkalkes.
Mit der chronologischen Korrelation der Stammarten von *Germanonautilus bidorsatus* und *Sephardonautilus tridorsatus* zu den austroalpinen und sephardischen Faunenprovinzen wird die ***trinodosus***-Zone die stratigraphische Basis des Oberen Muschelkalkes.
Alle immigrierten alpinen Ammoniten erweisen sich beim Vergleich zur eurypotenten Spezies *Ceratites nodosus* als physiologisch nur bedingt anpassungsfähig. Die Immigranten *Pinacoceras* und *Gymnites* aus der unterladinischen Schreyeralm-Formation schaffen den Weg bis in das Beckenzentrum. Das physiologische Integrationvermögen der kladogenetisch entstandenen Spezies *Parapinacoceras thiemei* und *Gymnites brunzeli* bleibt jedoch begrenzt.
Überraschend erscheint das Anpassungsverhalten der südalpinen Morphen *Flexoptychites angustoumbilicatus* und *Protrachiceras recubariense.* Sie als passiv transportierte isolierte Schalenreste in der *spinosus*-Zone SW Deutschlands zu betrachten fällt aus verschiedenen Gründen schwer. Favorisiert wird eine zweite aktive Variante. Bei zeitgleicher Immigration mit dem Brachiopoden *Punctospirella fragilis* wird ein postmortaler Transport einzelner Schalen ausgeschlossen. Der Zeitpunkt der vierten Immigrationsphase entspräche chronostratigraphisch und biostratigraphisch einem erfolgreichen Immigrationsversuch ganzer Populationen beim Anisian/Ladinian Wechsel. Die immigrierten *Flexoptychites* und *Protrachiceras* überleben im südwestdeutschen Raum mit physiologischer Anpassung bis in die *spinosus*-Zone. In dieser Zeit erwerben sie kladogenetisch einen neuen Artstatus.
Für die Festlegung des Anisian/Ladinian Wechsels ergäbe sich die Spiriferina-Bank mit dem Wechsel von der *compressus*-Zone zur *evolutus*-Zone. Er korreliert in der südalpinen Faunenprovinz mit dem Wechsel von der *secedensis*-Zone zur *curionii*-Zone.
Die Evolution der unbekannten Spezies der Gattung *Ceratites* de Haan aus der Sephardischen Faunenprovinz endete mit der allopatrischen Aufspaltung in die zwei Schwester-Arten *Ceratites nodosus* und *Ceratites tornquisti*. Die Phylogenese der Spezies *Ceratites tornquisti* beginnt im unteren Illyrian in der Palaeotethys und endet im Longobardian im Grenzdolomit in Thüringen als *Ceratites schmidi*.
Aufgrund seiner fastigaten Skulpturbildungen wurde *C. schmidi* von Spath (1934) aus der Gattung *Ceratites* de Haan gelöst und unberechtigt in eine eigene Gattung ***Alloceratites*** gestellt. Die traumatisch bedingte morphologische Änderung eines Individuums verändert keinen Gattungs-Status. Mit der Klärung des genealogischen Ursprungs von *Ceratites tornquisti*, der Schwesterart von *Ceratites nodosus*, verbleiben alle Nachfahren der Art Teil der Gattung *Ceratites* de Haan.
Die Klärung der bislang unbekannten Phylogenese der Spezies *Ceratites tornquisti* in den Lebensräumen Dobrudscha, Sardinien, Vicentin, Provence und Thüringen bleibt einer detaillierten Analyse vorbehalten.

Dank

Bei Herrn M. Hartmann, Naturkundemuseum Erfurt, bedanke ich mich für die vielseitige Unterstützung meiner Arbeit, bei Herrn Prof. Dr. F. Hirsch (Uni Naruto)

bedanke ich mich für fachlichen Rat, Herrn S. Brandt (Kornhochheim) danke ich für die Fotoarbeiten, Herrn Dr. J. A. Perez Valera (Uni Madrid) danke ich für die Hilfe bei der Beschaffung wichtiger Literatur und bei Herrn Prof. Dr. J. W. Schneider (TU Freiberg) bedanke ich mich für die Ausleihe der Originale der Ceratiten aus dem Grenzdolomit.

Literatur

Adams, A. & L. W. Diamond (2019): Facies and depositional environments of the Upper Muschelkalk (Schinznach Formation, Middle Triassic) in northern Switzerland. – Swiss Journal of Geosciences, 25 S., 14 Abb.

Anastasiu, V. (1898): Contribution ix Telude geologique de le Dobrogea. Terrains secondaires. – Theses pres. a la faculte des Sciences de Paris, p. 46.

Bachmann, G. H.; M. Geluk, J. Warrington , A. Becker, G. Beutler, H. Hagdorn, M. Hounslow, E. Nitsch, H.-G. Röhling, Th.Simon & A. Szulc (2010) with contributions of Dusar, M., Nielsen, L.H.,

Barnasch, J., Franz, M.: Triassic. – In: Doornenbal, H. &A. Stevenson (eds.): Petroleum Geological Atlas of the Southern Permian Basin Area, 149–173 ; Houten/The Netherlands (EAGE).

Bittner, A. (1890): Brachiopoden der alpinen Trias. – Abhandlungen der kaiserlich-königlichen geologischen Reichsanstalt **XIV**, 325 S., 41 Taf.

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

Brack, P. & H. Rieber (1993): Towards a better definition of the Anisian/Ladinian boundary: New biostratigraphic data and correlations of boundary sections from the Southern Alps. – Eclogae geologicae Helvetiae **86**/2: 415–527, 17 Abb., 14 Taf.

Brack, P., Rieber, H. & Urlichs, M. (1999): Pelagic successions in the Southern Alps and their correlation With the Germanic Middle Triassic. – Zentralblatt Geologie und Paläontologie Teil **I**, Heft 7–8, 853–976, 8 Fig., Stuttgart.

Brack, P.; H. Rieber & R. Mundil (1995): The Anisian/Ladinian Boundary interval at Bagolino (Southern Alps, Italy): In. Summary and news results on ammonoid horizons and radiometric age dating. – Albertiana **15**: 45–56, 3 Fig.

Brack, P.; H. Rieber & M. Urlichs (1996): The new „high resolution Middle Triassic ammonoid standard scale“ proposed by Triassic researchers from Padova – a discussion of the Anisian/Ladinian boundary interval. – Albertiana**17**: 42–50.

Brandt, S. & S. Rein (2019): Die Chronospezies *Ceratites flexuosus* von Geilsdorf – Ein evolutionsbiologischer Modellfall der evolutionären Art *Ceratites nodosus*. – VERNATE **38**: 53–76.

Broili, F. (1927): Eine Muschelkalkfauna aus der Nähe von Saalfelden. – Sitzungsberichte der mathematisch-naturwissenschaftlichen Abteilung der BAK, Heft **III**: 229–242.

Diener, C. (1900): Die triadische Cephalopodenfauna der Schichlinghöhe bei Hallstatt. – in: Beiträge zurPaläontologie und Geologie Österreich Ungarns und des Orients; Ed. Dr. G. v. Arthaber; Band XIII, Wien und Leipzig 1901; Seite 3–42 und 3 Tafeln.

Diener, C. (1916): Einige Bemerkungen zur Nomenklatur der Triascephalopoden. – Centralblatt fürMineralogie, Geologie und Paläontologie 1916: 97–105.

Haan, G. De (1825) : Monographiae Ammoniteorum et Goniatiteorum Specimen. – II + 168 S.; Leyden(Hazenberg).

Hagdorn, H. & T. Simon (1993): Ökostratigraphische Leitbänke im Oberen Muschelkalk. – In: Hagdorn, H. &A. Seilacher(eds.): Muschelkalk. Schöntaler Symposium 1991, Stuttgart, Korb (Goldschneck); 193–208, 15 Abb.

Hauer, F. v. (1887): Die Cephalopoden des Bosnischen Muschelkalkes von Han Bulog bei Sarajevo. – Denkschrift der mathematisch-naturwissenschaftlichen Classe der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, 8 Taf.

– (1892), Cephalopoden aus der Trias von Bosnien I. – Denkschrift der mathematisch-naturwissenschaftlichen Classe der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, 15 Taf.

– (1896), Cephalopoden aus der Trias von Bosnien II. – Denkschrift der mathematisch-naturwissenschaftlichen Classe der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, 13 Taf.

Hohenstein, V. (1913): Beiträge zur Kenntnis des Mittleren Muschelkalks und des unteren Trochitenkalks am östlichen Schwarzwaldrand. – Geologisch-paläontologische Abhandlungen (16), N.F.**12**: 175–272, 12 Abb., Taf. 12–19.

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

Kozur, H. (1971): Mikropaläontologie, Biostratigraphie und Biofazies der germanischen Mitteltrias. – Freiberg Bergakademie, Dissertation, Freiberg.

– (1974). Biostratigraphie der germanischen Mitteltrias, Teil I und II mit Anlagen. – Freiberger Forschungshefte, **C 280**, I: 1–56, II: 1–71.

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. – Birkhäuser AG, 263 S., Basel.

Mietto, P.; S. Manfrin &M. Rigo (2018): Middle Triassic ammonoid fauna from the Recoaro and Tretto areas (NE Italy) and its stratigrafic and paleobiogeographic evidence. – Bolletino della Società Paleontologica Italiana**53** (3), 217–250, 8 Fig.

Mojsisovics, E. v. (1873–1902): Das Gebirge um Hallstatt; Abt. I, Die Cephalopoden der Hallstatter Kalke. – Abhandlungen der kaiserlich-königlichen Geologischen Reichsanstalt **6**: 1–356, pl. 1–94.

– (1882): Cephalopoden der mediterranen Triasprovinz. – Abhandlungen der kaiserlich-königlichen Geologischen Reichsanstalt 10: 1–322, 1–94.

– (1902): Das Gebirge um Hallstadt. – Abhandlungen der kaiserlich-königlichen Geologischen Reichsanstalt, 3. Lief. (Supplement): 175–356, Taf. 1–23.

Müller, A. H. (1969): Ein Ceratit (*Ceratites* cf. *schmidi*, Ammonoidea) aus dem Unterkeuper (Grenzdolomit) des Germanischen Triasbeckens. – Monatsberichte der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin**11**, 2: 122–132, 5 Abb., 2 Taf.

– (1970): Neue Funde seltener Ceratiten aus dem germanischen Muschelkalk und Keuper. – Monatsberichte der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin **12**, 8: 632–642, 16 Abb., 1 Taf.

– (1973): Über Ammonoidea (Cephalopoda) aus der Grenzdolomitregion des germanischen Unterkeupers. – Zeitschrift für geologische Wissenschaft **1**, 8: 935–945, 9 Abb., 1 Taf.

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.

Palfy, J. (2003): The Pelsonian Brachiopod Fauna of the Balaton Highland. – Geologica Hungarica series Palaeontologica **55**: 139–158, Fig. 10, Plate 1.

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

Philippi, E. (1901): Die Ceratiten des oberen deutschen Muschelkalkes. – Paläontologische Abhandlungen N.F. **8**, 4: 347–458, Taf. XXXIV–LIV.

Pietsch, J. S., Wetzel, A. Jordan, P. (2016): A new lithostratigraphic scheme for the Schinznach Formation (upper part of the Muschelkalk Group of northern Switzerland). – Swiss Journal of Geosciences: 285–307, 15 Fig.

Reif, W. E. (2009): Artabgrenzung und das Konzept der evolutiven Art in der Paläontologie. – Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research **22** (3): 263–286, 2 Abb.

Rein, S. (2007): Die Biologie der Ceratiten der *flexuosus-, sequens/pulcher* und *semipartitus/meissnerianus*-Zone – Entstehung und Aussterben der Biospezies *Ceratites nodosus*. – Veröffentlichungen des Naturkundemuseum Erfurt **26**: 39–67, 32 Abb., 6 Taf., 3 Prof.

– (2008): *Ceratites atavus* auf Mallorca? – Die Muschelkalkammonoideen des Museu Balear de Sciencies Naturals Sòller. – VERNATE **27**: 5–19, 7Abb.

– (2009): Stratigraphie und Fossilführung des Oberen Muschelkalkes bei Eisenach und Jena. – VERNATE **28**: 31–49, 10Abb., 5 Taf.

– (2014): Germanonautilus im Unteren Keuper (Trias, Erfurt-Formation) – von *Trematodiscusjugatonodosus* 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.

– (2016): *Germanonautilus bidorsatus* und ?*Germanonautilus tridorsatus* (Nautiloidea) aus dem Oberen Muschelkalk (Mitteltrias, Anis – Ladin). Teil 1: Speziation, Ontogenese und Phylogenese. – VERNATE **35**: 31–65, 13Abb., 11 Taf.

– (2017): Speziation, Phylogenie und Ontogenie der Biospezies Ceratites nodosus und das Chronospezies Konzept. – VERNATE **36**: 47–64, 18 Abb.

Rein, S. & R. Werneburg (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.

Seidel, G. (2013): Stratigraphie, Fazies und geologische Stellung des Zechsteins und der Trias Thüringens. – Beiträge zur Geologie von Thüringen N.F. **20**: 21–78, 27 Abb, 12 Tab.

Schlotheim (1820): Petrefaktenkunde. – Gotha.

Schmidt, M. (1928): Die Lebewelt unserer Trias. – Hohenlohe`sche Buchhandlung F. Rau; 461 S., 2300 Abb., Öhringen.

Schröder, W. (1977): Ein besonderer Fund … – Der Aufschluß **28**, 110, 1 Abb.

Stampfli, G. M. & G. D. Borel (2002): A plate tectonic model for the Paleozoic and Mesozoic constrained by dynamic plate boundaries and restored synthetic oceanic isochrones. – Earth and Planetary Science Letters**196**: 17–33.

Schnetzer, R. (1934): Die Muschelkalkfauna des Öfenbachgrabens bei Saalfelden. – Palaeontographica **81**: 1–160, 15 Textabb., Taf. 1–6.

Spath, L. F. (1934): The Ammonoidea of the Trias (II). – Catalogue of Fossils, Ceph. Brit. Mus. IV. 521 S., 18 Taf.

– (1946): The Middle Triassic Cephalopoda from Sinai. – Institue Egypte Bulletin **27**: 425–426, pl III.

Storck, J-C.; P. Brack, J.-F. Wotzlaw & P. Ulmer (2018): Timing and evolution of Middle Triassic magmatism in the Southern Alps (northern Italy). – Journal of the Geological Society; 16 S., 12 Fig., 1 Tab.

Szulc, J. (2000): Middle Triassic evolution of the northern Peri-Tethys area as influenced by early opening of the Tethys Ocean. – Annales Societatis Geologorum Poloniae **70**: 1–48.

Tollmann, A. (1976): Analysen des klassischen nordalpinen Mesozoikums. – Franz Deuticke Wien, 581 S.

Tornquist, A. (1898): 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 Vorkommen von nodosen Ceratiten auf Sardinien und über die Beziehungen der mediterranen zu den deutschen Nodosen. – Centralblatt Mineralogie etc.: 385–396.

Torti, V. &L. Angiolini (1997): Middle Triassic Brachiopods from Val Parina, Bergamasc Alps, Italy. – Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia **103** (2):149–172, 15 Abb., 3 Taf.

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.

– (2000): Zur Entwicklungsreihe *Germanonautilus bidorsatus – G. suevicus* aus dem germanischen Oberen Muschelkalk (Nautiloidea, Mitteltrias). – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, 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. & W. Kurzweil (1997): Erstnachweis von *Flexoptychites* (Ammonoidea) aus dem Oberen Muschelkalk (Mitteltrias) Nordwürttembergs. – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, B **253**: 1–8, 3 Abb.

Urlichs, M. & R. Mundlos (1984): Revision von *Germanonautilus* aus dem germanischen Muschelkalk (Oberanis-Ladin). – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, B **99**: 1–43, 6 Abb., 5 Taf.

Urlichs, M. &W. Schröder(1980): Erstfund eines Orthoceratiden (*Michelinoceras campanile)* im germanischen Muschelkalk. – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, B **59**: 1–7, 3 Abb., 1 Taf.

Willmann, R. (1985): Die Art in Raum und Zeit. – Berlin, Parey, 207 S.

Zimmermann, E. (1883): Über einen neuen Ceratiten aus dem Grenzdolomit Thüringens ... – Zeitschrift der deutschen Geologischen Gesellschaft**35**: 382–384, 1 Abb.

– (1889): Ein neuer Nautilus aus dem Grenzdolomit des thüringischen Keupers (*Trematodiscus jugatonodosus*). – Jahrbuch Geologische Landesanstalt und Bundesanstalt: 322–327, Taf. XXVII.

Anschrift des Verfassers:

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

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Veröffentlichungen des Naturkundemuseums Erfurt (in Folge VERNATE)

Jahr/Year: 2019

Band/Volume: 38

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

Artikel/Article: Sturia brandti n. sp. und Sephardonautilus nov. gen. - Immigranten, Migrationswege und Korrelationen im Oberen Muschelkalk (Mittlere Trias) 77-94