

Die Chronospezies *Ceratites flexuosus* von Geilsdorf - Ein evolutionsbiologischer Modellfall der evolutionären Art *Ceratites nodosus*

SEBASTIAN BRANDT & SIEGFRIED REIN

Zusammenfassung

Nach der allopatrischen Speziation einer unbekannten Spezies der Gattung *Ceratites* de Haan aus der sephardisch/levantischen Faunen-Provinz entstanden die Schwester-Arten *Ceratites nodosus* Schlotheim, 1820 und *Ceratites tornquisti* Philippi, 1901. Die stammesgeschichtliche Entwicklung als evolutionäre Spezies *Ceratites nodosus* beginnt im unteren Illyrium mit der Immigration in den hessisch/thüringischen Senkungsraum des Muschelkalkmeeres. Die Analyse des Fundmaterials der Geilsdorfer *flexuosus*-Population 4,5 Meter über der *Tetractinella*-Bank liefert die Basis-Werte ihrer lückenlosen endemischen Phylogenese.

Entscheidend für die Aussagekraft der Belegstücke ist ihre autochthone Einbettung als Individuen einer Population in einer stratigraphisch ungestörten Lage. Eine diagenetische Besonderheit ist die vollständige Sediment-Verfüllung der Wohnkammer. Sie ermöglicht die einzigartige biometrische Unterteilung in drei Ontogenie-Stufen bis zur Gehäuse-Mündung.

Grundlage für das generelle Verständnis der Biologie der Ceratiten der Geilsdorfer *flexuosus*-Population ist ihre zweistufige Individual-Entwicklung. Die Wachstums-Umkehr von der progressiven zur regressiven Querschnitts-Zunahme beim Gehäuse-Bau entspricht dem Wechsel vom Jugend-Alter zum Adult-Stadium. Für diesen in der ontogenetischen Entwicklung des Ceratiten-Tieres geführten Nachweis eines Gestalt-Wandels wird der Begriff „regressive Wachstums-Metamorphose“ (rWM) gewählt. Die regressive Wachstums-Metamorphose ist das bedeutendste evolutionsbiologische Merkmal der Immigranten. Es wird hypothetisch als Prozess der Geschlechtsreife gedeutet.

Als divergierende Ausbildung wird bei der rWM ein genetisch basierter Antagonismus der Innenspirale sichtbar. Der Parameter-Wert „20“ der Nabelweite trennt zwei juvenile Morphotypen. Die Werte des Morphotyps „e“ < 20 und die Werte des Morphotyps „p“ > 20.

Physiologisch verursacht verändern sich beim Wachstum im Adult-Stadium die Parameter-Werte in den

Ontogenie-Stufen. Trotzdem bleiben bei allen Individuen der Morphotype „e“ die Werte immer < 20. Im Unterschied dazu können Morphotypen „p“ zu Individuen mit Nabel-Werten < 20 transformieren. Die kausal genetisch belegte Unterscheidung der Morphotypen „e“ und „p“ wird hypothetisch als Merkmal für Geschlechts-Dimorphismus gedeutet.

Der Phragmokon ist als Jugendform des Geilsdorfer Ceratiten-Gehäuses immer dichotom skulpturiert. Mit durchschnittlich 13 eingebauten Kammern ist es der kleinste Phragmokon-Bau der Morphokline. Ungewöhnlich ist auch die Entwicklung der Wohnkammer-Skulptur der flexuosus Morphen. Sie entspricht keinem eigenen fortschreitend evolutiven Aufbau sondern einem rückschreitenden Abbau adulter Skulptur-Bildungen.

Voraussetzung für das Verständnis der Entstehung der spezifischen Skulptur- und Schalen-Bildungen ist die flächige Haftung des Weichkörpers am Hypostracum vom apikalen Ende der Wohnkammer bis zum Kopf-Fuß vor der Gehäuse-Mündung.

Abstract

The chronospecies *Ceratites flexuosus* from Geilsdorf – a model case for evolution of the evolutionary species *Ceratites nodosus*

Allopatric speciation of an unknown species of the genus *Ceratites* de Haan from the sephardic/levantic faunistic province resulted in formation of the sister species *Ceratites nodosus* Schlotheim, 1820 and *Ceratites tornquisti* Philippi, 1901. Phylogenetic development of the evolutionary species *Ceratites nodosus* starts in lower Illyrian with its immigration into the hessian/thuringian depression area of the Muschelkalk sea. Analysis of the fossil material of the *flexuosus* population from Geilsdorf (4.5 m above *Tetractinella* bank) yields the basis values of its consistent endemic phylogenesis.

Crucial for the informative value of the reference samples is their autochthonous embedment as members of a population in a stratigraphically unaltered position. A

diagenetic specific is the complete sediment filling of the body chamber. It allows for the unrivaled biometric classification of three ontogenetic steps up to the shell aperture.

Their two-step ontogenesis is the base for the general understanding of the biology of the *flexuosus* population from Geilsdorf. Growth reversion from progressive to regressive cross-sectional increase corresponds to the change from juvenile to adult stage. This change of shape within the ontogenetic development of the Ceratite individual is termed „regressive growth metamorphosis“ (rWM). The regressive growth metamorphosis is the most important evolutionary characteristic of the immigrants. It is hypothetically interpreted as the process of sexual maturity.

A divergence of the rWM values refers to a genetically based antagonism in the formation of the inner spiral. The parameter value „20“ for the umbilical width separates two different juvenile morphotypes: morphotype „e“ < 20 , morphotype „p“ > 20 . During growth in adult stage, parameter values within the individual ontogenetic steps change because of physiological factors. However, all individuals of the „e“ morphotype will always exhibit values < 20 , while „p“ morphotypes may transform to individuals with an umbilical width of < 20 . The genetically based difference of the morphotypes „e“ and „p“ is hypothetically explained as sexual dimorphism.

The juvenile phragmocone part of the specimens from the Geilsdorf population always exhibits a dichotomic sculpture. With an average of 13 chambers it is the smallest phragmocone type of the morphoclines. Particularly uncommon is further the development of the sculpture of the body chamber of the *flexuosus* morphs. It corresponds to a reduction of adult sculpture elements rather than their evolutionary extension.

The laminar adhesion of the soft body on the hypostracum from the apical end of the body chamber to the outside of the shell aperture is the base for understanding the formation of particular sculpture and shell features. An evidence is the formation of organic black layers as adhesion space for the soft body.

Key words: Oberer Muschelkalk, *Ceratites nodosus*, evolutionary species, regressive growth metamorphosis, sexual dimorphism, evolutionary biology, chronostratigraphy, biostratigraphy

1. Einleitung

Bislang galten verschiedene binodose Paraceratiten aus den alpinen Faunenprovinzen als mögliche Stammarten der Ceratiten des Oberen Muschelkalks (HAGDORN 2004, KLUG et. al. 2005, KOZUR 1974, PHILIPPI 1901, RIEDEL 1918, TORNQUIST 1898, 1900, URLICHS 1999, URLICHS & MUNDLOS 1980, 1987, WENGER 1957). Der Habitus der evolutionären Spezies *Ceratites nodosus* unterscheidet sich jedoch grundsätzlich von allen Ammonoideen der alpinen Trias. Einen phyletischen Morphologie-Wandel mit „Zeitformen = Chronospezies“ gibt es in keiner Entwicklungslinie der alpinen ceratitiden Ammoniten. Als evolutionäre Art nimmt *Ceratites nodosus* mit diesem anagenetisch gesteuerten Morphologie-Wechsel in der Morphokline eine faunistische Sonderstellung ein.

Die Ableitung der Stammart von alpinen *Paraceratites* war historisch gesehen vom jeweiligen Kenntnisstand abhängig und verständlich. Allerdings hegten bereits PHILIPPI 1901 und WENGER 1957 Zweifel an der evolutionsbiologischen Berechtigung dieser Deutung. Erst die paläogeographische Rekonstruktion des Wanderweges des Nautiliden ?*Germanonutilus tridorsatus* (REIN 2016) aus der sephardisch/levantischen Faunenprovinz und parallel dazu die chronostratigraphische Einordnung der zeitgleich immigrierten flexuosen Ceratiten (REIN 2017) in das Muschelkalkmeer ermöglichte den hypothetischen Hinweis auf ihren genealogischen Ursprung. Von der biometrisch-statistischen Analyse der bei einer Grabung des Naturkunde Museums Erfurt geborgenen „Geilsdorfer *flexuosus*-Population“ sind weitere Rückschlüsse auf die unbekannte Stammart der Gattung *Ceratites* DE HAAN 1825 und ihre evolutionsbiologische Bedeutung zu erwarten.

2. Die Entstehung der evolutionären Art *Ceratites nodosus*

Die Gattung *Ceratites* wurde von DE HAAN (1825) für Formen aus dem germanischen Muschelkalk aufgestellt und *Ceratites nodosus* Schlotheim, 1820 von URLICHS & MUNDLOS (1987) als Typusart der Gattung bestimmt. Neben der bislang vermuteten paläogeographischen Herkunft aus der alpinen Trias werden zur Genealogie der Gattung und zur Phylogenese der

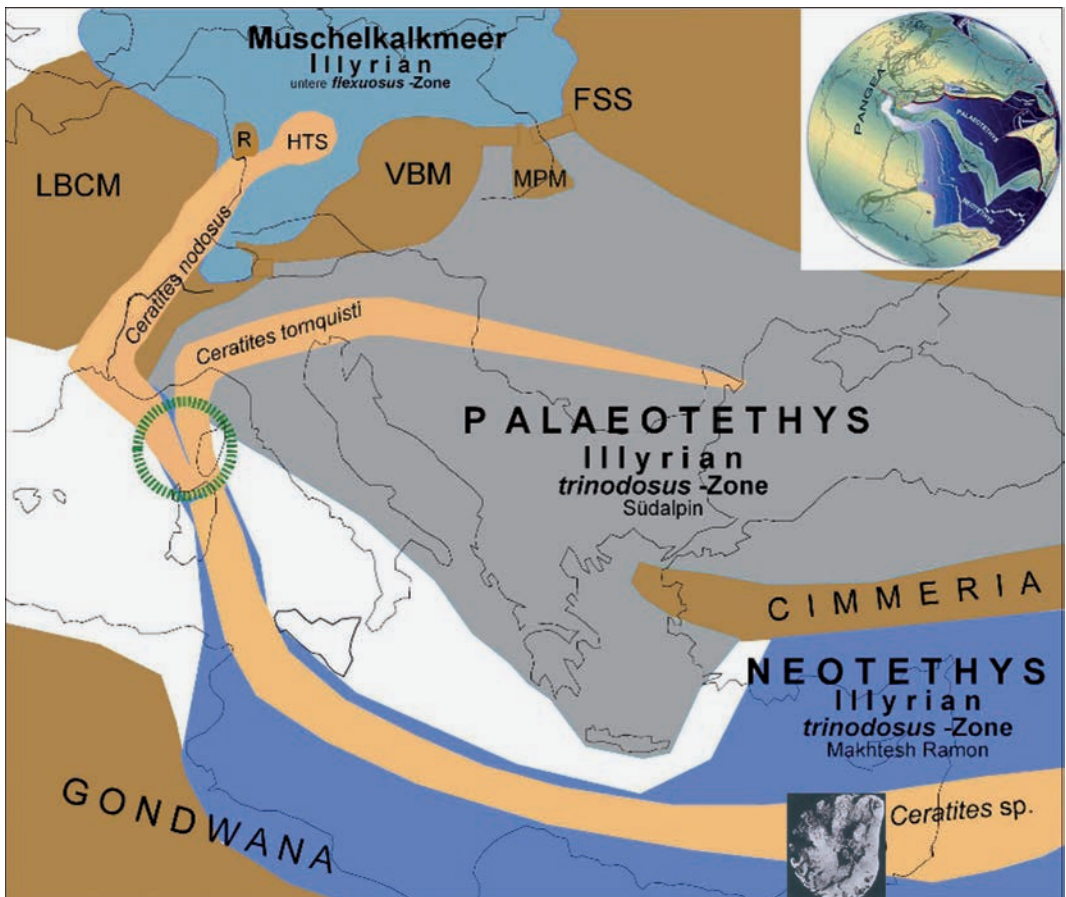


Abb. 1: Hypothetischer Migrationsweg der *Ceratites* sp. der Gattung *Ceratites* De Haan aus der sephardisch/levantischen Faunenprovinz, ihre allopatrische Speziation in die Schwesterarten *Ceratites tornquisti* und *Ceratites nodosus* und die durch Trennung der Population entstandene reproduktive Isolation der Schwesterarten. Der wechselnde Lebensraum von *Ceratites tornquisti* erstreckte sich nach Osten bis zur Dobrudscha. Die Immigration der evolutionären Art *Ceratites nodosus* erfolgte über die Hessisch-Thüringische Senke (HTS) direkt in das Zentrum des Binnenmeeres. LBCM – London-Brabant-Central-Massiv, R – Rheinisches Massiv, VBM – Vindelizisch-Böhmisches-Massiv, MPM – Malo-Polska-Massiv, FSS – Fenno-Sarmatischer-Schild. Global Palaeogeographie Anisium nach STAMPELI & BOREL 2002, *Ceratites* sp. aus SPATH 1946.

Typusart im Oberen Muschelkalk von URLICH (1999) widersprüchliche Vorstellungen geäußert. Nachdem sich sowohl Herkunft und Genealogie grundsätzlich geändert darstellen (REIN 2017) wird deutlich, dass die endemische Evolution der evolutionären Spezies *Ceratites nodosus* der Gattung *Ceratites* de Haan ein evolutionsbiologisches Modellbeispiel für das biologische und evolutionäre Artkonzept (REIF 2009, WILLMANN 1985) in der Paläontologie ist.

Den realen Zeitpunkt der Immigration der ceratitiden Ammoniten in das Muschelkalkmeer belegt der Fossilbericht. Den hypothetischen Migrationsweg aus der

sephardisch/levantischen Faunenprovinz in die germanische Faunenprovinz belegt die biostratigraphische und chronostratigraphische Korrelation des Nautiliden ?*Germanonutilus tridorsatus* (REIN 2016). Im Oberen Muschelkalk Thüringens erstreckt sich die Trochitenkalk-Formation (basales Illyrian) von der oberen Hornsteinlage bis einen Meter über die *Tetractinella*-Bank. Mit dem Einsetzen der Tonplatten-Sedimentation (Meißner-Formation) belegt der fossile Nachweis die gemeinsame Immigration der ceratitiden Morphen und des Nautiliden ?*Germanonutilus tridorsatus* in das Binnenmeer und damit den Beginn der *flexuosus*-Biozone.

Der Ursprung der Stammreihe der Spezies ?*Germanonutilus tridorsatus* (Böttcher, 1938) liegt in der sephardisch/levantischen Faunenprovinz. Die Stammart wurde von KUMMEL (1960) und PARNES (1986) fälschlich zur Gattung *Germanonutilus* gestellt und mit *Germanonutilus salinarius* MOJSISOVICS (1882) synonymisiert. Da deshalb die Gattung neu benannt werden muss, wird für die zu *Germanonutilus* gestellten sephardischen Nautiliden der neue Gattungsname *Sephardonutilus* mit der germanischen Typusart *Sephardonutilus tridorsatus* (Böttcher, 1938) vorgeschlagen (REIN 2019). PARNES (1986) beschreibt *Sephardonutilus salinarius* nov. gen. aus dem obersten Teil der Gevanim-Formation von Makhtesh Ramon. Das Fundniveau entspricht biostratigraphisch der Basis der *trinodosus*-Zone und damit dem basalen Illyrian – der Zeit der Immigration in den Muschelkalk. Leider fehlen in diesem Horizont die Ammoniten. Somit gibt es aus Israel keine fossilen Belege die den Immigranten entsprechen. Aussagen zur Morphologie und Genealogie der unbekannten Stammform liefern zwei mäßig erhaltene Phragmokone mit kräftiger dichotom-Skulptur und ceratitischer Suture von Areif en Naqa aus dem ägyptischen Sinai. Sie wurden von SPATH (1946) mit Vorbehalt als flexuose Formen zu *Progonoceratites* gestellt. Leider gibt es von AWAD (1946) keinen exakten stratigraphischen Beleg, dass diese Funde aus dem obersten Teil der Gevanim-Formation Ägyptens stammen. Die über der Gevanim-Formation Israels liegenden Schichten gehören zur Saharonim-Formation (KÖRNGREEN & BENJAMINI 2014). Die aus diesem Schichtkomplex kommenden *Paraceratitoides brotzeni* (AVNIMELECH 1958) und *Gevanites inflatus* (PARNES 1975) haben gewisse ursprüngliche morphologische Merkmale wie *Ceratites nodosus* (REIN 2008). Die gemeinsame Faunen-Zusammensetzung der sephardisch/levantischen Faunenprovinz (HIRSCH et. al. 2014) erstreckt sich im Schelf am Nordostrand der afrikanisch/arabischen Platte bis zur Faunenprovinz der omanischen Musandam Peninsula (ALY 2001). Sie ist somit in der *trinodosus*-Zone hypothetisch der Entstehungsraum der ceratitoiden Ammoniten-Gattung „*Ceratites*“ de Haan, 1825. Mit der Aufspaltung der Population am Ende ihres tektonisch geprägten Wanderweges endet die Evolution der unbekannten Spezies *Ceratites* sp. (grüner Ring, Abb.1c). Durch diese kladogenetische Artaufspaltung (allopatrische Speziation) entstanden die zwei evolutionären

Tochter-Arten *Ceratites nodosus* und *Ceratites tornquisti*. Ein derartiger paläogeographisch und chronostratigraphischer Nachweis eines Speziations-Zeitpunktes ist ein evolutionsbiologisches Modellbeispiel für das biologische und evolutionäre Artkonzept in der Paläontologie (WILLMANN 1985, REIF 2009). Mit der von außen auferlegten Separation der Population entsteht eine reproduktive Isolation der Individuen zwischen dem endemischen Binnenmeer (Oberer Muschelkalk) und der offenen Palaeotethys. Die Unterbrechung des Genflusses führt zu einer ungleichmäßigen Allelen-Verteilung der getrennten Populationen und hat eine Merkmalsdivergenz zur Folge. Da die Evolution der evolutionären Schwesterarten parallel und räumlich getrennt voneinander in verschiedenen Lebensräumen verläuft, besteht die einzigartige Möglichkeit dieses Auseinandergehens der genetischen Merkmale zu vergleichen.

Der fossile Nachweis der evolutionären Art *Ceratites tornquisti* erstreckt sich von Sibirien in der Dobrudscha (ANASTASIU 1898 u. a.) über Recoaro und Schio im Vicentin (TORNQUIST 1898, MIETTO et. al. 2018 u. a.) und die Provence (PHILIPPI 1901 u. a.) bis nach Sardinien (TORNQUIST 1901 u. a.). Im Unterschied zur Schwesterart kann für *Ceratites tornquisti* wegen gravierender Lücken im Fossilbericht keine Morphokline erstellt werden. Auch wenn bei dieser weiträumigen territorialen Verbreitung weitere Separationen der Populationen und damit neue Artbildungen wahrscheinlich sind, gehören alle theoretisch neu entstandenen Spezies weiterhin zur Gattung *Ceratites* de Haan. Deshalb bleiben Merkmals-Vergleiche weiterhin ein interessantes Forschungsthema (vgl. REIN 2019).

Der tektonisch gegebene Wanderweg von *Ceratites nodosus* führte über die Rheinische Pforte (REIN 2017a) und die hessisch-thüringische Senke direkt in das Beckenzentrum des Muschelkalkmeeres. Hier beginnt die Evolution der isolierten Schwesterart unter endemischen Bedingungen in einer beispielhaften Entwicklungslinie. Mit zeitlich aufeinanderfolgenden Populationsanalysen konnten gravierende morphologische Veränderungen des Merkmalsgefüges durch Anagenese nachgewiesen werden, ohne dass es zu einer weiteren Artspaltung kommt. Auf diese Weise wird der Begriff der fossilen Biospezies *Ceratites nodosus* zu einer um die Zeitdimension erweiterten evolutionären Art und damit eine in Raum und Zeit begrenzte evolutive Einheit (WILLMANN 1985). Sie begann mit der Aufspaltung

der unbekannten Stammart in zwei Schwesterarten und endet mit den erlöschenden Lebensbedingungen im Muschelkalkmeer.

3. Der Fundort Geilsdorf, Material und Methode

Fundort: Beim Bau der Bundesstraße B 90 wurde im Jahr 2016 bei Geilsdorf (R 44 35 577; H 56 23 021) die Lagerstätte einer *Ceratites flexuosus* Population angeschnitten (*Ceratites flexuosus* ist als Chronospezies eine Zeitform der evolutionären Art *Ceratites nodosus*). Die autochthon in einer ca. 3 cm Ton-Mergel-Lage eingebetteten Steinkerne waren von einer horizontbeständigen sechs bis acht Zentimeter mächtigen mudstone-Kalkbank mit einer auflagernden zäh-plastischen Tonlage von zwei Zentimeter abgedeckt. Dieses markante Schichtpaket war im Aushub unverwechselbar. Vom Naturkundemuseum Erfurt organisiert und mit Großgerät der Baufirma Bickhardt-Bau unterstützt konnten in drei umfangreichen Grabungen ca. 120 Quadratmeter des Fundhorizontes freigelegt und intensiv auf ihren Fossilinhalt untersucht werden. Die Ceratiten fanden sich unregelmäßig breitwürfig verteilt meist isoliert oder selten zwei bis drei Stück beieinander. Auffällig war die sehr individuenarme Begleitfauna von sehr wenigen *Hoernesia socialis*, *Bakevella costata* und *Germanonautilus* sp.. Aufgrund des etwa 30 Grad geneigten Schichteinfallens unterscheiden sich die eher graublauen und pyrithaltigen Individuen der Grabensohle farblich stark von den eher oberflächennahen hellbräunlichen Steinkernen mit Limonit-Anteilen.

Material: Geborgen werden konnten 152 flexuose Ceratiten. Davon sind 134 autochthon als Population eingebettete Individuen aus der drei Zentimeter mächtigen Tonmergel-Lage. Die Inventarisierung erfolgte unter der Sammlungsnummer NME 18;000. Die Fossilien sind im Naturkundemuseum Erfurt hinterlegt.

Methode: Nach ihrer akribischen Präparation erfolgte eine umfassende statistisch/biometrische Bearbeitung. Erfasst wurden als **Merkmale der Steinkernerhaltung:**

- **Exogene Merkmale** als Hinweis auf postmortale Ereignisse wie Fazies, Diagenese oder Epökie und Begleitfauna.
- **Endogene Merkmale** als kausal vom Weichkörper gebildete Belege für genetisch, pathologisch und traumatisch verursachte Gehäuse-Anomalien sowie

- **Endogene Merkmale** als kausal vom apikalen Weichkörper gebildete Belege für genetisch, pathologisch und traumatisch verursachte Veränderungen des Phragmokons.

Erfasst wurden als **Gehäuse-Merkmale:**

Im Idealfall konnten an einem Steinkern mit 21 **Messwerten** des Gehäusebaues (Abb. 2) 23 ontogenetische **Gehäuseparameter** mittels Berechnung als vergleichbare **Basis-Merkmale** der stufenweisen Gehäuse-Entwicklung ermittelt werden. Auf diese Weise standen zur Analyse ca. 4200 Messwerte zur Verfügung.

4. Statistik

Die biometrisch-statistische Analyse erfolgt mit folgenden Messwerten und daraus ermittelten Parametern. Die außergewöhnlich gute fossile Erhaltung der Steinkerne bis an die Gehäuse-Mündung ermöglicht die Messwert-Erfassung und ihre statistische Auswertung in drei Ontogeniestufen (D/0 – D/1 – D/2).

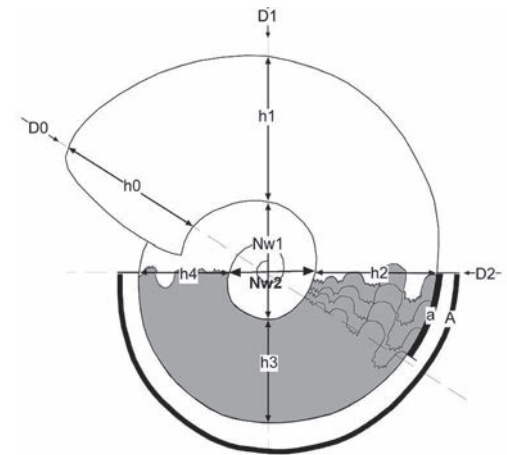


Abb. 2: Messwerte

Außenspirale	$(As = D2/D1)$
Gehäusequerschnitt	$(Q = [b / h] * 100)$
Scheibenzunahme	$(S = [h/D] * 100)$
Windungszunahme	$(W = [h3/h1]*100)$
Nabelweite	$(N = [Nw/D]*100)$
Wohnkammer-Index	$(WI = Q1/Q2)$
Phragmokonparameter als ontogenetische Merkmale	
Anzahl der Septen	$G = \text{letzte } 180^\circ$
Drängungs-Index	$DI = [a/h5]/3$
Wachstum-Index	$WI = [A/h6]/G$

5. Beschreibung

5.1 Statistisch/biometrische Bearbeitung

Analysiert und beschrieben werden 152 flexuose Ceratiten aus dem Oberen Muschelkalk der Fundstelle Geilsdorf. Ihre akribische Präparation ermöglichte die optimale Erfassung der Messwerte und Gehäuse-Parameter von drei Ontogenie-Stufen. Sie werden mit vergleichbaren Mittelwerten in gemeinsamen Liniendiagrammen dargestellt.

Zusätzliche qualitative und quantitative Aussagen zum Stand der parallel erfolgten physiologischen Anpassung ermöglicht die Korrelation aller Werte mit den benachbarten *flexuosus*-Fundstellen Troistedt und Bucha (Abb. 3). Alle erfassten Basis-Parameter vermitteln ein vergleichbares Bild ursprünglicher Merkmale zum Erkennen ihrer phylogenetischen Bedeutung. Zu erweiterten Korrelationen stehen die in Populations-Analysen erfassten Parameterwerte (REIN 2003, 2006; 2007, 2010, 2011) der Ceratiten-Biozonen bis zur *cycloides*-Bank mit der jeweilig analysierten Individuen-Anzahl zur Verfügung. Zum besseren visuellen Vergleich der Biozonen-Parameter werden verschiedene Farben für die dichotome, nodose und Progenese Phase (REIN 2007, 2017) für die physiologisch-morphologischen Wechsel der Ceratiten-Morphokline verwendet.

Von immenser chronostratigraphischer Bedeutung ist die Fundlage 4,5 Meter über der *Tetractinella*-Bank (Abb. 3). Wenig mehr als einen Meter über dieser ökostratigraphischen Leitbank (HAGDORN & SIMON 1993) erfolgte die Immigration der flexuosus Morphen in den Lebensraum der Hessisch-Thüringischen Senke (Abb. 1). Chronologisch entspricht der zur Sedimentation von 3 Metern Tonplatten benötigte Zeitraum dem physiologischen Anpassungsniveau der Geilsdorfer Individuen. Ihre ungewöhnlich große heterogene Zusammensetzung widerspiegelt somit eine Moment-Aufnahme ursprungsnaher Formen. Die auffallend große Variationsbreite der Parameter-Werte und das Alleinstehen der Basis-Parameter charakterisieren die Liniendiagramme der „Geilsdorfer *flexuosus*-Population“. Erst beim jeweiligen Abgleich mit den Parametern der Ceratiten-Biozonen wird die enorme physiologische und evolutionsbiologische Aussagekraft dieser Basis-Werte sichtbar. Auf diese Art wandelt sich die evolutionsbiologische Bedeutung der Analyse der „Geilsdorfer *flexu-*

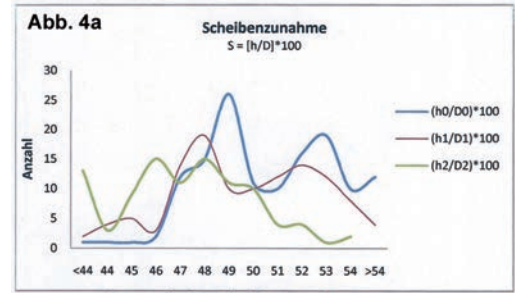


Abb. 4b

Ontogenie der Scheibenzunahme

		S/0 $[h_0/D_0] \cdot 100$	S/1 $[h_1/D_1] \cdot 100$	S/2 $[h_2/D_2] \cdot 100$
Geilsdorf	<i>flexuosus</i>	152	51	50
Bucha	<i>flexuosus</i>	25	50,6	50
Troistedt	<i>flexuosus</i>	290	51	49
	<i>sequ/pul</i>	415	47	47
	<i>phil/rob</i>	359	41	42
	<i>compressus</i>	1082	41	43
	<i>evolutus</i>	908	40	39
	<i>spinus</i>	1448	43	45
	<i>en/po</i>	519	33	43

Abb. 4: Ontogenetische Entwicklung der Scheibenzunahme.

a) Liniendiagramme der Geilsdorfer Population,

b) Korrelation der Geilsdorfer Parameter mit den Werten der Morphokline.

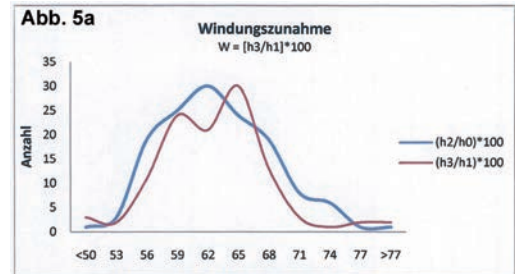


Abb. 5b

Ontogenie der Windungszunahme

		W/0 $[h_2/h_0] \cdot 100$	W/1 $[h_3/h_1] \cdot 100$
Geilsdorf	<i>flexuosus</i>	152	62
Bucha	<i>flexuosus</i>	25	64,4
Troistedt	<i>flexuosus</i>	290	66
	<i>sequ/pul</i>	415	74
	<i>phil/rob</i>	359	81
	<i>compressus</i>	1082	82
	<i>evolutus</i>	908	85
	<i>spinus</i>	1448	74
	<i>en/po</i>	519	79

Abb. 5: Ontogenetische Entwicklung der Windungszunahme.

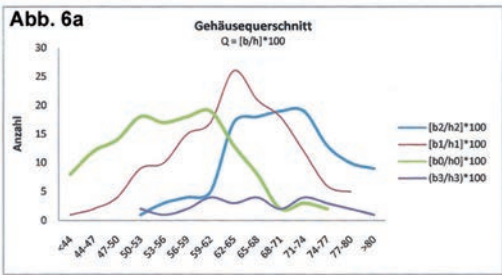
a) Liniendiagramme der Geilsdorfer Population,

b) Korrelation der Geilsdorfer Parameter mit den Werten der Morphokline.

osus-Population“ in eine qualitativ neue Betrachtungsweise der endemischen Evolution der evolutionären Spezies *Ceratites nodosus*.

5.2 Analyse der „Geilsdorfer flexuosus-Population“
5.2.1 Gehäuse-Querschnitt und Wohnkammer-Index

Die Variationsbreite der Gehäuse-Querschnitts-Werte (Abb. 6a) erstreckt sich von 44 bis 80. Auch bei Ignorierung der Extremwerte kommt im Liniendiagramm ein ungewöhnliches Verhaltensmuster beim Gehäuse-Bau der aufeinanderfolgenden Ontogenie-Stufen von Q/3 nach Q/0 zum Vorschein. Vom Ontogenie-Wert 67 der Stufe Q/3 wachsen die Parameter-Werte bis auf 69 der Stufe Q/2. Dabei wird der Gehäuse-Querschnitt des dichotom skulpturierten Phragmokons letztmals progressiv vergrößert. Überraschend folgt darauf in der Individual-Entwicklung eine totale Umkehr des Wachstums-Verhaltens bis zur Gehäuse-Mündung. Alle weiteren von blau über rot bis grün im Linien-Diagramm dargestellten ontogenetischen Wohnkammer-Parameter belegen eine regressive Querschnitts-Abnahme. Dabei verringert sich der Gehäuse-Querschnitt vom Phragmokon bis zur Gehäuse-Mündung um durchschnittlich 8%. Mit dem Wechsel von der vormals progressiven Querschnitts-Zunahme zur regressiven Querschnitts-Abnahme kommt es zu einer grundlegenden Veränderung der Gehäuse-Morphologie. Die Dichotom-Skulptur des Phragmokons wird verändert, die Breite des Venters bleibt nunmehr konstant und die Gehäuse-Form erscheint schmal (Abb. 7).



Ontogenie des Gehäusesquerschnitts

Abb. 6b

		Q/0	Q/1	Q/2	Q/3	
		[b0/h0]*100	[b1/h1]*100	[b2/h2]*100	[b3/h3]*100	
Geilsdorf	<i>flexuosus</i>	152	56	64	69	67
Bucha	<i>flexuosus</i>	25	57,2	65,5	68,1	70,5
Troistedt	<i>flexuosus</i>	290	58	64	67	63
	<i>sequ/pul</i>	415	65	70	70	69
	<i>phil/rob</i>	359	66	68	71	68
	<i>compressus</i>	1082	74	75	74	73
	<i>evolutus</i>	908	77	78	75	70
	<i>spinus</i>	1448	78	82	78	71
	<i>en/po</i>	519	73	72	76	77

Abb. 6: Ontogenetische Entwicklung des Gehäusequerschnitts.
a) Liniendiagramme der Geilsdorfer Population
b) Korrelation der Geilsdorfer Parameter mit den Werten der Morphokline.



Abb. 7: Ventralseiten der flexuosus Morphen. Nach erfolgter „regressiver Wachstums Metamorphose“ verringert sich der Gehäusequerschnitt kontinuierlich bis zur Gehäusemündung.

Der Vergleich mit den Parameter-Werten der flexuosus Morphen von Troistedt und Bucha belegt die gleiche Verhaltensweise (Abb. 6b). Auf eine progressive Zunahme der Querschnitts-Werte des Phragmokons folgt eine regressive Abnahme der Querschnitts-Werte der Wohnkammer. Die beim Gehäuse-Wachstum entstehende Umkehrung der Querschnitts-Entwicklung ist artspezifisch und bleibt bis zur Biozonen-Grenze konstant. Mit dem Nachweis der Umkehr des Wachstums-Verhaltens beim Bau einer starren Gehäuse-Röhre und der dabei entstehenden neuen Gehäuse-Form stellt sich die Frage nach dem Entstehungs-Modus. Schließlich bewirkt die ontogenetisch regressive Querschnitts-Reduzierung einen auffälligen Gestaltwandel mit bedeutsamer physiologischer Beeinträchtigung für den Weichkörper. In der Zoologie wird ein mehr oder weniger starker Gestaltwandel in der Individualentwicklung als Metamorphose bezeichnet. Ausgelöst und koordiniert werden die vielfältigen Umwandlungsprozesse durch Hormone und Körper-Funktionen bewirken. Rezent entsprechen die vielgestaltigen Metamorphose-Vorgänge dem Wandel aus einem larvenförmigen Jugend-Stadium in den Adult-Zustand. Bei marinen Mollusken erfolgt die Metamorphose häufig über ein Veliger-Stadium. Eine Metamorphose in Form einer Gestalt-Veränderung ist von ektocochleaten Cephalopoden bislang nicht bekannt. Jede Schalen- und Skulptur-Bildung ist das Produkt des Mundsaum-Epithels des Weichkörpers. Deshalb geht das Schalenwachstum ausschließlich von der Gehäuse-Mündung aus. Die dichotom skulpturierte Schale

der flexuosen Ceratiten wird nach einer genetischen Matrix vom Mundsaum-Epithel des Weichkörpers ausgeschieden. Deshalb erscheint die Skulptur artspezifisch dichotom „genormt“. Tafel 1 und die Liniendiagramme zeigen, dass das Einsetzen der Wachstums-Umkehrung unabhängig vom Individual-Alter erfolgt. Die Abwandlung der genetisch gesteuerten ursprünglichen dichotomen Skulptur-Elemente erfolgte gleichzeitig mit der Wachstums-Umkehr. Deshalb kann der veränderliche Zeitpunkt der vom Mundrand-Epithel morphologisch umgewandelt ausgeschiedenen Schalen-Strukturen nicht der genetisch vorgegebenen Matrix entsprechen. Der abrupte Morphologie-Wechsel ist ein eigener physiologischer Vorgang und entspricht mit der Verringerung des Gehäuse-Querschnitts dem Vorgang einer Metamorphose. Alle aus der Zoologie bekannten Metamorphosen werden hormonell gesteuert. Auch von Cephalopoden, die zu den höchstorganisierten Invertebraten gehören, ist ein gut entwickeltes Hormonsystem zu erwarten (KOLLER 1955). Hormone steuern das Einsetzen der Geschlechtsreife und den vollständigen Umbau der Strukturen des Weichkörpers samt ihren Funktionen. Nicht der Weichkörper wurde in die eng gewordene Schale gepresst, sondern das Mundrand-Epithel erstellte die neue Schalenform für die Wohnkammer seines vermutlich dabei adult gewordenen Weichkörpers. Der Phragmokon verkörpert zeitlich das progressive Jugend-Stadium und die durch regressives Wachstum stetig schmaler werdende Wohnkammer das Adult-Stadium. Jedes Fossil dokumentiert den Zustand des ontogenetischen Augenblicks seines Todes. Deshalb können die der Statistik geschuldeten Werte der Ontogeniestufe 2 am Phragmokon-Übergang nicht exakt der Wachstums-Umkehr entsprechen. Die am Steinkern sichtbar werdende morphologische Veränderung ist lediglich das physiologisch verursachte Resultat des in Umwandlung begriffenen Weichkörpers.

Für diesen in der ontogenetischen Entwicklung des Ceratiten-Tieres geführten Nachweis eines Gestaltwandels wird der Begriff regressive Wachstums-Metamorphose „rWM“ gewählt.

Der Nachweis der regressiven Wachstums-Metamorphose auf Ceratiten-Steinkernen gelingt unproblematisch mit dem Wohnkammer-Index (Abb. 8 a/b). Er wurde als Quotient „ $Q_w/Q_{phr} < 1$ “ erstmals von REIN 1988 als Belegführung für „neotene Jugendformen“ der Ceratiten der *enodis/posseckeri*-Zone eingesetzt. Der

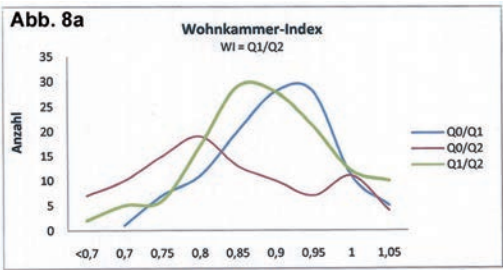


Abb. 8b

			Q1/Q2	Q0/Q2	Q0/Q1
Geilsdorf	<i>flexuosus</i>	152	0,93	0,82	0,87
Bucha	<i>flexuosus</i>	25	0,954	0,833	0,877
Troistedt	<i>flexuosus</i>	290	0,96	0,876	0,91
	<i>sequ/pul</i>	415	1	0,94	0,93
	<i>phil/rob</i>	359	0,98	0,95	0,96
	<i>compressus</i>	1082	1,02	1,01	0,985
	<i>evolutus</i>	908	1,04	1,01	0,98
	<i>spinus</i>	1448	1,06	1,02	0,95
	<i>en/po</i>	519	0,94	0,97	0,97

Abb. 8 Ontogenetische Entwicklung des Wohnkammer-Index.
a) Liniendiagramme der Geilsdorfer Population,
b) Korrelation der Geilsdorfer Parameter mit den Werten der Morphokline.

Quotient $Q1/Q2 = < 1$ gilt fortan als Nachweis des Metamorphose-Beginns für das hypothetische Erreichen der Geschlechts-Reife der Individuen der *flexuosus*-Zone.

5.2.2 Gehäusegrößen und Geschlechts-Reife

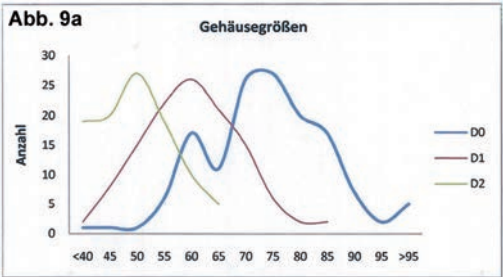


Abb. 9b

			D/0	D/1	D/2
Geilsdorf	<i>flexuosus</i>	152	71,7	58,6	47
Bucha	<i>flexuosus</i>	25	73,8	61,4	51,2
Troistedt	<i>flexuosus</i>	290	74,8	62,6	51
	<i>sequ/pul</i>	415	66	58	49
	<i>phil/rob</i>	359	74	69	57
	<i>compressus</i>	1082	71	66	55
	<i>evolutus</i>	908	85	78	67
	<i>spinus</i>	1448	97	94	78
	<i>en/po</i>	519	82	84	74

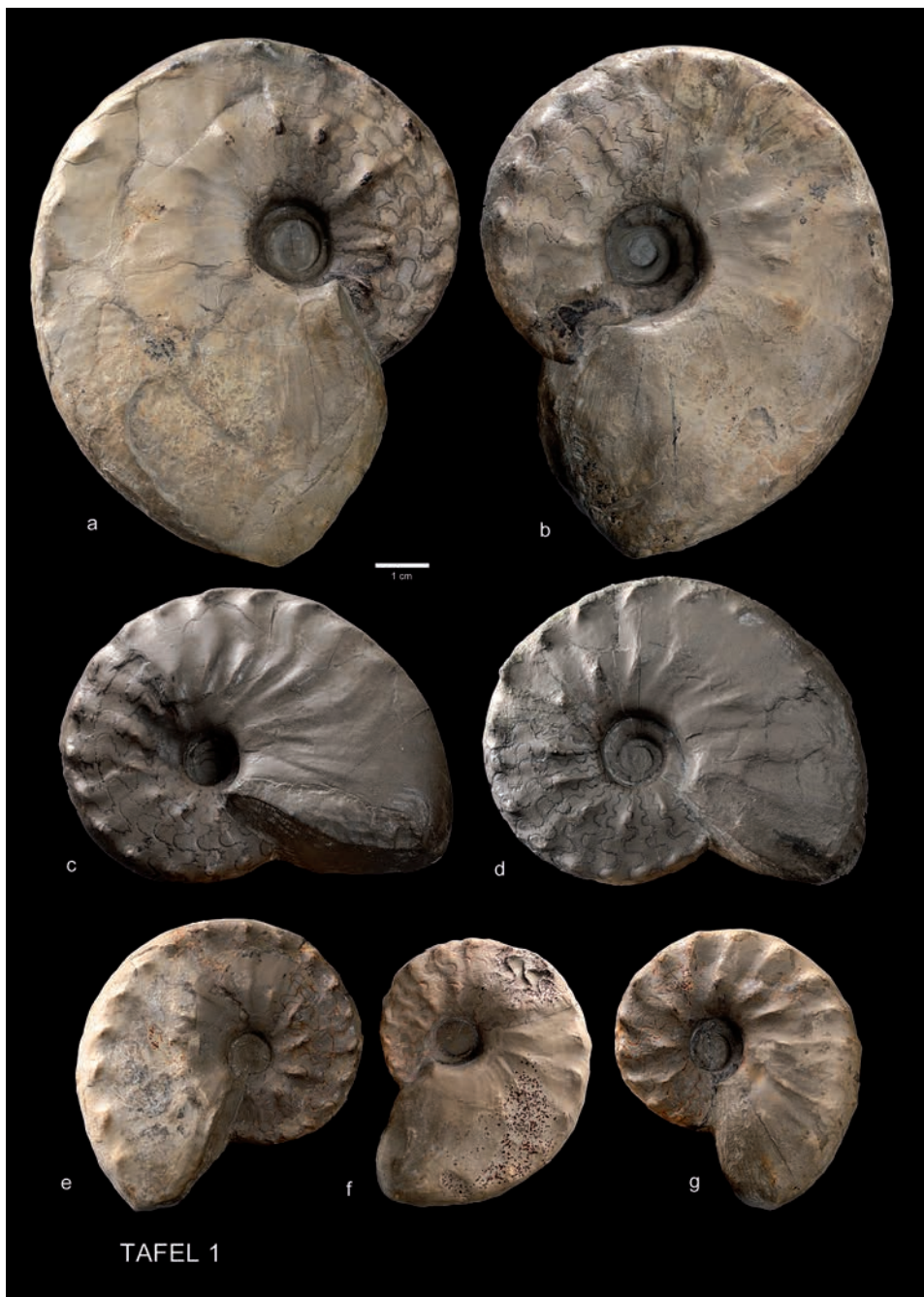
Abb. 9: Ontogenetische Entwicklung der Gehäusegröße.
a) Liniendiagramme der Geilsdorfer Population,
b) Korrelation der Geilsdorfer Parameter mit den Werten der Morphokline

Eine Gehäuse-Größen-Verteilung mit allen Wohnkammer-Parameter-Werten bis zur Gehäuse-Mündung gibt es in dieser Form nur bei den flexuosen Geilsdorfer Individuen (Abb. 9 a/b). Voraussetzung für diese Erhaltung ist die diagenetische Besonderheit mit der ungewöhnlich vollständigen Sediment-Verfüllung der Wohnkammer. Ein weiteres besonderes Faktum ist ihre autochthone Einbettung als Individuen einer Population in einer stratigraphisch ungestörten Lage der gleichen Lokalität. Nur diese Bedingungen ermöglichten die gesicherte verwandtschaftliche Zuordnung der extrem heterogenen Phänotypen zu einer gemeinsamen Lebensgemeinschaft. Zudem dokumentiert das Linien-diagramm (Abb. 9a; blau) mit den Parameter-Werten der Ontogenie-Stufe D/0 keine gewöhnliche größenmäßige Zusammensetzung fossiler Belege, sondern eine ideale Größen-Verteilung adulter Individuen. Belege für die angedeuteten Häufungen bei den Größen D/0 55 – 75 – 85 mm werden mit ausgewählten Beispielen auf Tafel 1 dargestellt. Voraussetzung für das Verständnis dieser Deutung ist die jeweils erfolgte Wachstums-Umkehr (Abb. 9 b) um zu akzeptieren, dass es sich um ontogenetische Endstufen und trotz kleiner Morphen nicht um juvenile Individuen handelt. Den Nachweis der **rWM** liefern die Ontogeniestufen **Q/0-Q/2** in den Werte-Tabellen der Tafeln. Rot markierte Werte (Tafel 3 und 5) zeigen das Jugendstadium an. Den Dimorphismus-Nachweis „e“/„p“ die Ontogeniestufen **N/0-N/2** mit den Ontogenie-Werten der Nabelweite.

Bereits ab einer Größe von 35 mm (Taf. 3/i) der Ontogenie-Stufe D/2 (Taf. 1/e-g) kann die Wachstums-Umkehr kleiner Formen beginnen. Die Gehäuse sind bis dahin ausnahmslos dichotom skulpturiert. Bei anderen Individuen dieser Größen-Gruppe verzögert sich die Metamorphose (Taf. 2/c; Taf. 5/a;b;c). Diese Belege bleiben länger juvenil. Mit dem einsetzenden regressiven Gehäuse-Wachstum beginnt der Bau der stetig schmaler werdenden Adult-Wohnkammer. Ihre Länge variiert zwischen 180° bis 200°. Beim Schalenbau wird die ursprüngliche Dichotom-Skulptur vereinfacht. Es entstehen variabel skulpturierte Strukturen. Die Endgrößen dieser kleinen adulten Formen liegen bei 55 mm. Gehäuse-Größen der letzten Ontogeniestufe D/0 zwischen 70–80 mm entsprechen dem Durchschnitts-Wert der Individuen der Geilsdorfer Population (Abb. 9 b;). Die Wachstums-Umkehr kann ab einer Größe D/2 von

45 mm beginnen. Auch bis dahin sind die Gehäuse ausnahmslos dichotom skulpturiert. Mit der einsetzenden Metamorphose verändert sich die Skulptur (Taf. 1/c/d). Als Folge des beginnenden regressiven Gehäuse-Bau es wird die Tendenz zu variablen flexuos-nodosen Skulptur-Elementen deutlich größer. Sie kann anfangs lateral und selten später marginal bis zur totalen Skulptur-Abschwächung führen. Aufgrund des verlängerten progressiven Wachstums verändern sich abhängig von verschiedenen Parameter-Werten der Windungs- und Scheibenzunahme (Abb. 4; 5) Involution und Nabelweite. Die maximale Länge der Adult-Wohnkammer kann 210° betragen.

Individuen mit Gehäuse-Größen ab 85 mm der Ontogenie-Stufe D/0 bilden morphologisch eine eigene Gruppe (Taf. 1/a;b; Taf. 2/a;b). Die Wachstums-Umkehr kann ab einer Größe von 50 mm der Ontogenie-Stufe D/2 einsetzen. Bis zu dieser Größe sind die Gehäuse noch ausnahmslos dichotom skulpturiert, allerdings variiert die Stärke der Lateral-Knoten. Mit einsetzender Metamorphose verändert sich die Wohnkammer-Skulptur häufig sehr schnell. Sie schwächt sich lateral ab und geht bis zur Skulpturlosigkeit zurück. Abhängig von den variablen Parametern „Scheiben-Zunahme“ (Abb. 4 a/b) und „Windungs-Zunahme“ (Abb.5 a/b) verändern sich ständig Nabelweite und Involution. Hinzu kommen Versuche zur Vergrößerung der Adult-Wohnkammer bis zur maximal erreichten Länge von 220° (Taf 6/a). Weil das Weichkörper-Epithel flächig im Inneren am Hypostracum haftet bleibt der Kopf-Fuß frei vor der Mündung (REIN 2017). Jede Verlängerung der Röhre über 180° wird deshalb für den Organismus zu einer biomechanischen Grenze des Wachstums. Um den Kontakt des Epithels zur darunterliegenden Röhre nicht zu verlieren wirken vom Weichkörper ausgehende Zugkräfte auf den Kopf-Fuß. Die Ausbildung schwarzer organischer Conchin?-Lagen vor der Gehäuse-Mündung bis zum Umbilikal-Rand dient als unterstützende Haftfläche für den Kopf-Fuß (REIN 2010, 2017). Sie wurde von den Geilsdorfer Individuen beim Bau verlängerter Adult-Wohnkammern ausgeschieden (Taf. 1/a,b,g; Taf. 2/a,b,d; Taf. 3/a,f,g; Taf. 4/b,c,h; Taf. 5/1; Taf. 6/a; Taf. 7/b,c,d.). Ihre Ausbildung auf Ceratiten-Steinkernen wurde fälschlich mit der inneren „black layer“ Bildung rezenter Nautiliden verglichen und funktionell gleichgestellt (KLUG et. al. 2004, 2005, 2007).



Tafel 1 Gehäusegrößen und Geschlechtsreife

a) 18;051 D/0-D/1-D/2 100-81-62 / Q/0-Q-1-Q/2 38-52-61 / N/0-N/1-N/2 18-19-24 „p“, b) 18;010 D/0-D/1-D/2 97-79-63 / Q/0-Q-1-Q/2 54-56-56 / N/0-N/1-N/2 22-22-24 „p“, c) 18;039 D/0-D/1-D/2 77-64-52 / Q/0-Q-1-Q/2 51-59-65 / N/0-N/1-N/2 14-16-17 „e“, d) 18;038 D/0-D/1-D/2 76-61-50 / Q/0-Q-1-Q/2 53-64-70 / N/0-N/1-N/2 21-21-24 „p“, e) 18;059 D/0-D/1-D/2 60-49-40 / Q/0-Q-1-Q/2 50-59-63 / N/0-N/1-N/2 14-16-18 „e“, f) 18;071 D/0-D/1-D/2 54-46-38 / Q/0-Q-1-Q/2 58-60-68 / N/0-N/1-N/2 19-20-21 „p“, g) 18;045 D/0-D/1-D/2 53-45-36 / Q/0-Q-1-Q/2 62-65-69 / N/0-N/1-N/2 21-22-25 „p“

Aus den Werten der Gehäuse-Größen-Verteilung der Geilsdorfer Population können folgende evolutionsbiologische Thesen abgeleitet werden:

Der Wechsel von der progressiven zur regressiven Querschnitts-Zunahme beim Gehäuse-Wachstum erfolgt unabhängig von der Gehäuse-Größe. Der als regressive Wachstums-Metamorphose bezeichnete Morphologie-Wechsel ist folglich ein vom Individual-Alter unabhängig erfolgter physiologischer Vorgang. Er wird hypothetisch als Prozess der Geschlechtsreife gedeutet. Die ursprüngliche dichotome Lateral-Skulptur des Phragmokons entspricht dem morphologischen Jugend-Merkmal beim progressiven Gehäuse-Wachstum und die Wachstum-Umkehr dem Beginn der Geschlechtsreife. Als ein Zeichen der physiologisch-reproduktiven Anpassung an den neuen Lebensraum werden drei Wachstums-Strategien sichtbar.

Anpassung durch Verkürzung des Jugend-Stadiums:

Bei 8% der Individuen erfolgte die Wachstum-Umkehr bereits vor einer Gehäuse-Größe von D/2 40 mm und sie erlangten danach eine End-Größe D/0 von 63 mm. Beispielsweise wurde der evolutive Morphotyp „p“ Taf. 1/g mit einer Größe von D/2 36 mm hypothetisch geschlechtsreif, erlangte mit der vergrößerten Wohnkammer-Länge 200° eine End-Größe D/0 von 53 mm und bildete als Hafthilfe für den Kopf-Fuß vor der Gehäuse-Mündung noch zusätzlich eine schwarze organische Lage aus.

Anpassung durch moderates Beharren im Jugend-Stadium:

Bei 68% der Individuen erfolgte die Wachstums-Metamorphose ab einer durchschnittlichen Gehäuse-Größe D/2 von 45 mm.

Anpassung durch langes Beharren im Jugend-Stadium und lange Adult-Phase:

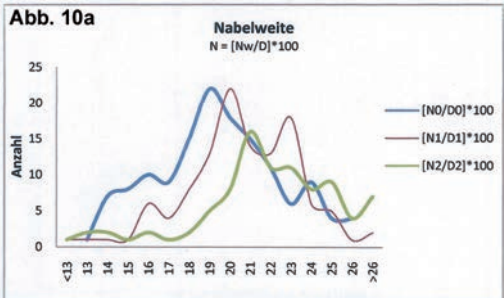
24% der Individuen hatten die längste Jugend- und Lebenszeit. Der evolutive Morphotyp „p“ Taf. 1/a wurde mit einer Größe D/2 64 mm hypothetisch geschlechtsreif, erreichte mit der Wohnkammer-Länge von 200° die maximale End-Größe D/0 von 100 mm und bildete vor der Gehäuse-Mündung schwarze organische Conchin?-Lagen aus. Die Zeitspanne für das Adult-Stadium ergibt sich aus der für den Bau der normal 180° langen Wohnkammer benötigten Zeit. 50% der Individuen versuchten mit dem Verlängern der Wohnkammer bis auf 220° und einer Gehäuse-Vergrößerung des D/0 bis max. 100 mm zeitlich ihr Adult-Stadium zu verlängern.

Interessante Details zeigen die Vergleiche mit den Funden aus Troistedt und Bucha. So liegen die Durchschnittswerte für die Größe D/0 mit 73,8 mm und 74,8 mm deutlich höher (Abb. 9 b). Sie würden den Geilsdorfer Werten D/0 71,7 mm entsprechen, wenn die adulten Morphen der kleinen Größen-Stufe statistisch unberücksichtigt blieben. Ursächlich liegt die Größen-Differenz sicherlich nicht bei den Maximalgrößen D/0 100 mm, denn diesen Grenz-Wert erreichen auch in Troistedt lediglich nur drei Individuen.

Die durchschnittlichen D/0 Werte der folgenden *sequens/pulcher*-Zone betragen 66 mm (Abb. 9 b). Der Wert zeigt, dass evolutions-biologisch die Strategie „Riesenwuchs“ der Geilsdorfer Morphen der Selektion zum Opfer fiel und offensichtlich die Strategie der frühen Geschlechts-Reife erfolgreich war. Dass der Durchschnittswert D/0 von 74,8 mm bis zur *compressus*-Zone D/0 mit 71 mm nicht mehr erreicht wurde ist ein weiterer Beleg für diese fehlgeschlagene Wachstums-Strategie.

5.2.3 Die Innenspirale und Morphotypen „e“ und „p“

Die Grundform des normalen Ceratiten-Gehäuses ist eine nach Art einer logarithmischen Spirale aufgerollte Röhre, die sich beim Wachstum zur Gehäuse-Mün-



		Ontogenie der Nabelweite		
		N/0	N/1	N/2
		[Nw0/D0]*100	[Nw1/D1]*100	[Nw2/D2]*100
Abb. 10b	Geilsdorf flexuosus	152	19	21
	Bucha flexuosus	25	19,5	20,8
	Troistedt flexuosus	290	17	17
	sequ/pul	415	21	21
	phil/rob	359	28	26
	compressus	1082	21	19,5
	evolutus	908	31	29
	spinus	1448	26	25
	en/po	519	23	25
				21

Abb. 10: Ontogenetische Entwicklung der Nabelweite.

- a) Liniendiagramme der Geilsdorfer Population,
- b) Korrelation der Geilsdorfer Parameter mit den Werten der Morphokline.

TAFEL 2



Tafel 2 Dimorphismus Morphotypen „e“ und „p“

a) 18;009 D/0-D/1-D/2 96-74-65 / Q/0-Q-1-Q/2 60-64-68 / N/0-N/1-N/2 23-26-23 „p“, b) 18;033 D/0-D/1-D/2 97-79-62 / Q/0-Q-1-Q/2 37-43-60 / N/0-N/1-N/2 15-18-21 „p“, c) 18;026 D/0-D/1-D/2 54-45-37 / Q/0-Q-1-Q/2 47-67-65 / N/0-N/1-N/2 24-25-27 „p“, d) 18;025 D/0-D/1-D/2 73-57-43 / Q/0-Q-1-Q/2 45-50-50 / N/0-N/1-N/2 14-18-19 „e“, e) 12;268 D/0-D/1-D/2 00-61-51 / Q/0-Q-1-Q/2 00-47-52 / N/0-N/1-N/2 00-16-16 „e“, f) 18;061 D/0-D/1-D/2 62-00-00 / Q/0-Q-1-Q/2 60-65-68 / N/0-N/1-N/2 19-00-00 „p“, g) 18;062 D/0-D/1-D/2 63-53-44 / Q/0-Q-1-Q/2 50-56-59 / N/0-N/1-N/2 14-13-14 „e“, h) 12;106 D/0-D/1-D/2 59-46-42 / Q/0-Q-1-Q/2 54-59-48 / N/0-N/1-N/2 15-15-12 „e“, i) 18;029 D/0-D/1-D/2 00-44-35 / Q/0-Q-1-Q/2 00-71-73 / N/0-N/1-N/2 00-25-29 „p“, j) 18;087 D/0-D/1-D/2 28-34-29 / Q/0-Q-1-Q/2 68-73-67 / N/0-N/1-N/2 26-26-24 „p“

dung kontinuierlich vergrößert. Die von den Flanken der Windungen begrenzte trichter-förmige Einsenkung des Gehäuses bildet den Nabel. Normal vergrößert sich mit dem Gehäuse-Wachstum auch die Nabel-Weite. Die Mittelwerte der ontogenetischen Entwicklung der Nabel-Weite der Individuen der Geilsdorfer Population belegen das Gegenteil (Abb. 7 a/b). Sie verringern sich vergleichbar mit der regressiven Ausbildung der Querschnitts-Parameter von den Ontogenie-Stadien $N/2 = 22$ über $N/1 = 21$ auf $N/0 = 19$ (Abb. 7 b). In der phylogenetischen Entwicklung der evolutionären Art *Ceratites nodosus* stehen diese absteigenden Werte ohne Beispiel. Das gleiche Bild vermitteln auch die Liniendiagramme der drei Ontogenie-Stufen (Abb. 7 a). Die extreme Variations-Breite belegt mit Werten von <13 bis >26 mm erneut die heterogene morphologische Zusammensetzung der Immigranten-Population.

Obwohl die Morphologie der Stammart unbekannt bleiben wird, lassen die Parameter der juvenilen Phragmokon-Formen der Ontogenie-Stufe $N/2$ erste Rückschlüsse zu. Die juvenile Phragmokon-Skulptur ist grundsätzlich dichotom. Bereits früh-ontogenetisch wird bei der Ausbildung der inneren Spirale $Nw2$ (Abb. 3) eine morphologisch klar zu unterscheidende Bauweise sichtbar (Taf. 2/„e-p“). Individuen mit einem engen Nabel ($N/2 < 20$) bilden i.d.R. knötchenförmige und Individuen mit einem weiten Nabel ($N/2 > 20$) knotenförmige Skulptur-Elemente aus. Die Gruppe der eng-nabligen Individuen mit Werten $N/2 < 20$ bildet eine quantitative Minderheit. Die Gruppe der evolut wirkenden Morphen mit der kräftigen dichotom Skulptur dominiert die Ontogenie-Stufe $N/2$ mit Werten >20 . Die Darstellung der ungleichmäßigen Verteilung der zwei Morphotypen der Ontogenie-Stufe $N/2$ entspricht dem Zeitpunkt der **rWM** (Wachstumsumkehr) und damit der Trennlinie zwischen Jugend- und Adult-Stadium (Abb. 7/a,b). Die Problematik der kausal genetisch gebildeten Innenspirale mit der ontogenetischen Nabelweite $N/2$ und der physiologisch entstandenen Nabelweite $N/0$ wird an den Individuen auf Tafel 2 demonstriert.

Die Geilsdorfer Population besteht aus den Morphotypen „e“ und „p“. Sie unterscheiden sich genetisch durch die primär verschieden gebildete Innenspirale. Der Nachweis dieser Divergenz gelingt am Steinkern mit dem Vergleich der frühontogenetischen Ausbildung

der Nabelweite $N/2$. Hypothetisch könnte diese kausal genetisch belegte Unterscheidung der Morphotypen „e“ und „p“ als Merkmal für Geschlechts-Dimorphismus gedeutet werden.

Alle Werte der Ontogenie-Stufe $N/2$ der Morphen vom Typ „e“ sind < 20 (kleiner 20 mm) und die vom Typ „p“ > 20 (größer 20 mm).

Zwischen den Ontogenie-Stufen $N/1$ und $N/0$ divergieren die Messwerte der Morphotypen „e“ und „p“ nochmals verschieden konträr (s. Parameter-Tabelle, Tafel 2). Die abnorm erscheinende Individual-Entwicklung wird mit den Parameter-Tabellen der Ontogenie-Stufen zu allen Tafelbildern nachvollziehbar dokumentiert.

Rein optisch sind auf der Tafel 2 die Morphotypen „e“ und „p“ zwischen „blau“ und „rot“ morphologisch problemlos zu unterscheiden. Gleiches gilt für die ontogenetischen Parameter der Individuen von der blauen und roten Seite. Auch bei den Belegen der Taf. 2/a,b erscheint anfangs die Zuordnung zu den Morphotypen „e“ und „p“ eindeutig. Die Individual-Entwicklung der beiden Morphen zeigt jedoch das gemeinsame genetische Ursprungs-Merkmal $N/2 > 20$ des Morphotyps „p“. Trotz visuell erkennbarer Unterschiede der Innenspirale erscheint die Berücksichtigung gemeinsamer Parameterwerte $N/2 > 20$ noch plausibel. Beim subjektiv/visuellen Vergleich der Morphologie der Lateralseiten werden jedoch zusätzlich weitere Unterschiede sichtbar. Sie entstehen durch antagonistische Werte der Scheiben- und Windungszunahme. Mit der Metamorphose des Weichkörpers verändert sich beim Umgreifen des dorsalen Weichkörpers über die ventrale Seite der darunter liegenden Windung auch die Höhe der Windungszunahme der Lateralseite unterschiedlich. Deshalb erscheint die Lateralseite des Morphotyps „p“ Taf. 2/a“ flach-evolut und die des Morphotyps „p“ Taf. 2/b hoch-involut aufgerollt. Gleiches gilt für das Gehäuse-Wachstum des Morphotyps „e“. Die Lateralseite des „e“-Typs Taf. 3/a erscheint flach-evolut und die des „e“-Typs Taf. 3/b hoch-involut aufgerollt.

Da der Zeitpunkt der Metamorphose unabhängig von der Größe der Individuen erfolgt, ist die Variabilität der Tafelbilder erklärbar. Lediglich die Dimension des Umgreifens der dorsalen Gehäuse-Röhre über die darunter liegende Röhre und die veränderliche Höhe der Lateral-



Tafel 3 Dimorphismus Morphotype "e"

a) 18;037 D/0-D/1-D/2 78-64-50 / Q/0-Q-1-Q/2 55-59-60 / N/0-N/1-N/2 18-20-17 „e“, b) 18;016 D/0-D/1-D/2 79-63-50 / Q/0-Q-1-Q/2 43-48-63 / N/0-N/1-N/2 15-16-17 „e“, c) 18;117 D/0-D/1-D/2 74-58-49 / Q/0-Q-1-Q/2 48-60-65 / N/0-N/1-N/2 16-18-19 „e“, d) 18;036 D/0-D/1-D/2 71-59-45 / Q/0-Q-1-Q/2 49-53-61 / N/0-N/1-N/2 18-17-19 „e“, e) 18;028 D/0-D/1-D/2 59-48-39 / Q/0-Q-1-Q/2 61-64-52 / N/0-N/1-N/2 17-18-16 „e“, f) 18;000 D/0-D/1-D/2 63-51-40 / Q/0-Q-1-Q/2 43-52-60 / N/0-N/1-N/2 13-14-13 „e“, g) 18;119 D/0-D/1-D/2 64-52-42 / Q/0-Q-1-Q/2 56-61-64 / N/0-N/1-N/2 17-17-19 „e“, h) 18;054 D/0-D/1-D/2 62-51-43 / Q/0-Q-1-Q/2 53-58-64 / N/0-N/1-N/2 15-17-14 „e“



Tafel 4 Dimorphismus Morphotype „p“

a) 18;043 D/0-D/1-D/2 87-68-54 / Q/0-Q-1-Q/2 46-65-77 / N/0-N/1-N/2 19-19-22 „p“, b) 18;006 D/0-D/1-D/2 80-59-51 / Q/0-Q-1-Q/2 51-59-64 / N/0-N/1-N/2 20-22-27 „p“, c) 18;004 D/0-D/1-D/2 82-64-52 / Q/0-Q-1-Q/2 49-59-62 / N/0-N/1-N/2 17-20-21 „p“, d) 18;041 D/0-D/1-D/2 77-60-51 / Q/0-Q-1-Q/2 53-60-77 / N/0-N/1-N/2 22-22-24 „p“, e) 18;013 D/0-D/1-D/2 75-57-45 / Q/0-Q-1-Q/2 46-58-68 / N/0-N/1-N/2 16-21-22 „p“, f) 18;018 D/0-D/1-D/2 70-59-46 / Q/0-Q-1-Q/2 61-66-79 / N/0-N/1-N/2 22-22-26 „p“, g) 18;048 D/0-D/1-D/2 67-53-41 / Q/0-Q-1-Q/2 54-69-70 / N/0-N/1-N/2 18-19-22 „p“, h) 18;042 D/0-D/1-D/2 65-52-43 / Q/0-Q-1-Q/2 63-68-78 / N/0-N/1-N/2 20-21-21 „p“



Tafel 5 Dimorphismus Morphotype „e“ und „p“

a) 18;113 D/0-D/1-D/2 43-36-32 / Q/0-Q-1-Q/2 **78-76-73** / N/0-N/1-N/2 26-31-25 „p“, b) 18;070 D/0-D/1-D/2 54-43-37 / Q/0-Q-1-Q/2 **61-67-65** / N/0-N/1-N/2 18-19-19 „e“, c) 18;027 D/0-D/1-D/2 56-45-35 / Q/0-Q-1-Q/2 **67-68-65** / N/0-N/1-N/2 21-27-23 „p“, d) 18;074 D/0-D/1-D/2 60-48-39 / Q/0-Q-1-Q/2 55-64-69 / N/0-N/1-N/2 18-19-21 „p“, e) 18;053 D/0-D/1-D/2 64-51-42 / Q/0-Q-1-Q/2 59-63-68 / N/0-N/1-N/2 19-20-21 „p“, f) 18;007 D/0-D/1-D/2 67-53-42 / Q/0-Q-1-Q/2 61-59-64 / N/0-N/1-N/2 18-19-21 „p“, g) 18;046 D/0-D/1-D/2 66-55-42 / Q/0-Q-1-Q/2 59-64-70 / N/0-N/1-N/2 20-20-26 „p“, h) 18;056 D/0-D/1-D/2 70-57-45 / Q/0-Q-1-Q/2 58-67-78 / N/0-N/1-N/2 16-17-18 „e“, i) 18;003 D/0-D/1-D/2 72-54-00 / Q/0-Q-1-Q/2 53-65-70 / N/0-N/1-N/2 18-20-22 „p“, j) 18;200 D/0-D/1-D/2 57-59-00 / Q/0-Q-1-Q/2 46-50-54 / N/0-N/1-N/2 15-14-00 „e“, k) 18;201 D/0-D/1-D/2 60-53-42 / Q/0-Q-1-Q/2 **61-73-52** / N/0-N/1-N/2 20-21-21 „p“, l) 18;021 D/0-D/1-D/2 72-56-45 / Q/0-Q-1-Q/2 58-66-73 / N/0-N/1-N/2 19-22-24 „p“, m) 18;068 D/0-D/1-D/2 84-63-54 / Q/0-Q-1-Q/2 46-62-63 / N/0-N/1-N/2 14-19-19 „e“, n) 18;069 D/0-D/1-D/2 68-00-00 / Q/0-Q-1-Q/2 39-00-00 / N/0-N/1-N/2 15-00-00 „e“

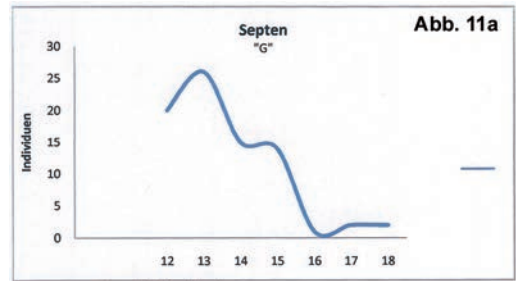
seite entscheidet über die neue Größe der Nabelweite der Ontogenie-Stufen N/1 und N/0. Auf diese Weise kommt es für beide Morphotypen im Adult-Stadium zur Bildung von zwei morphologisch und subjektiv/visuell verschiedenen Wohnkammer-Formen.

Die Nabelweiten-Parameter der Ontogenie-Stufe N/2 der Morphotypen „e < 20“ und „p > 20“ sind als Bau der Innenspirale primär genetisch. Veränderungen der Nabelweiten-Parameter nach erfolgter Metamorphose des Weichkörpers sind ein physiologisch verursachtes Phänomen. Morphotypen „e“ bleiben in allen Ontogenie-Stufen bei Nabel-Werten kleiner 20. Aus juvenil evoluten Morphotypen „p“ können nach erfolgter rWM physiologisch veränderte involute Morphotypen „p“ mit Nabel-Werten kleiner 20 werden.

Mit Nabelwerten der Ontogenie-Stufen N/2 – N/0 kann der Unterschied zwischen einer genetisch basierten ontogenetischen Stufe oder eines lediglich physiologisch bedingten Morphologie-Wechsels deutlich gemacht werden. Typologisch entspräche es einem anagenetischen „Artwechsel“. Diese Nachweisführung konnte nur mit authentischen Belegen der Morphotypen „e“ und „p“ der Geilsdorfer *flexuosus*-Population geführt werden. Wiederum basieren alle neuen Erkenntnisse auf der simplen Entdeckung der regressiven Wachstums-Metamorphose. Ohne Kenntnis der physiologischen Wandlung des Weichkörpers wäre der Nabel-Parameter-Wechsel nicht erkennbar gewesen.

Die gleiche Problematik kommt beim Vergleich mit den Parametern der beiden Thüringer *flexuosus*-Fundorte erneut zu Tage (Abb. 10b). Die Nabel-Werte der stratigraphisch etwa gleichalten Morphen der Buchaer Fundstelle sind faktisch mit denen von Geilsdorf noch identisch. Die Parameter der Fundstelle Troistedt entsprechen dem stratigraphischen Zeitraum der Phylogenese der Chronospezies *Ceratites flexuosus*. Mit dem Durchschnitts-Wert **N=17** aller Ontogenie-Stufen von N/2 bis N/0 liegt Troistedt deutlich unter den Geilsdorfer Werten (Abb. 10b) und damit in der Phylogenese der evolutionären Art *C. nodosus* isoliert. Sie entsprechen einer ungewöhnlichen Merkmals-Verschiebung, die mit dem Kenntnissgewinn aus dem Verhalten der Geilsdorfer Morphen, als physiologisch initiierte evolutive Anpassungs-Strategie der Ceratiten der *flexuosus*-Zone gedeutet werden könnte.

5.2.4 Skulptur-Bildung, Phragmokon und Pathologie



Anzahl der Septen

Geilsdorf	<i>flexuosus</i>	152	13
Bucha	<i>flexuosus</i>	25	13
Troistedt	<i>flexuosus</i>	290	15
	<i>sequ/pul</i>	415	15
	<i>phil/rob</i>	359	16
	<i>compressus</i>	1082	15
	<i>evolutus</i>	908	16
	<i>spinosus</i>	1448	16
	<i>en/po</i>	519	17

Abb. 11: Ontogenetische und Phylogenetische Entwicklung des Phragmokons.

- a) Liniendiagramm der Geilsdorfer Population,
- b) Korrelation der Geilsdorfer Parameter mit den Werten der Morphokline.

Der Phragmokon ist als Jugendform des Geilsdorfer Ceratiten-Gehäuses immer dichotom skulpturiert. Lateral können Knoten als robuste Bildungen oder Knötchen als winzige Strukturen ausgebildet sein (Taf. 2/e,g,h). Nach dem Einsetzen der regressiven Wachstums Metamorphose (Q/2) verändert sich mit dem Gehäuse-Querschnitt in jedem Ontogenie-Stadium (Q/1-Q/0) auch die Skulptur der Adult-Wohnkammer. Als erster Schritt erfolgt bis zur Wohnkammer-Mitte der variable Umbau der Dichotom-Skulptur. Auf den Bildtafeln wird mit 58 Phänotypen die Art und Weise dieses vielschichtigen Vorgangs sichtbar und mit den ausgewählten Tafel-Parametern belegt. Gemeinsam mit der stufenweisen Veränderung der Nabel-Bildung im Ontogenie-Stadium N/1 erreicht danach der Skulptur-Abbau seine variable letzte Stufe. Dabei verschwinden zuerst die lateralen und danach die marginalen Skulptur-Elemente. Beispielhaft wird diese ontogenetische Verhaltensweise am Beispiel der evoluten Morphotype „p“ von Tafel 6/a mit der maximal erreichten Wohnkammer-Länge von 220° demonstriert.

Die evolutive Entwicklung der Skulptur-Elemente der flexuoson Morphen entspricht keinem eigenen fortschreitenden Aufbau sondern einem rückschreitenden Abbau adulter Skulptur-Bildungen.



Tafel 6 Dimorphismus

a) 18;032 D/0-D/1-D/2 85-67-53 / Q/0-Q-1-Q/2 51-57-72 / N/0-N/1-N/2 20-24-25 „p“, b) 18;031 D/0-D/1-D/2 51-42-38 / Q/0-Q-1-Q/2 00-70-74 / N/0-N/1-N/2 22-21-20 „p“, c) 18;030 D/0-D/1-D/2 71-59-48 / Q/0-Q-1-Q/2 59-60-71 / N/0-N/1-N/2 18-19-21 „p“, d) 18;034 D/0-D/1-D/2 88-75-60 / Q/0-Q-1-Q/2 51-56-79 / N/0-N/1-N/2 26-23-23 „p“, e) 18;035 D/0-D/1-D/2 60-50-42 / Q/0-Q-1-Q/2 00-67-71 / N/0-N/1-N/2 23-24-24 „p“, f) 18;023 D/0-D/1-D/2 81-65-53 / Q/0-Q-1-Q/2 59-61-64 / N/0-N/1-N/2 21-23-25 „p“, g) 18;024 D/0-D/1-D/2 58-47-41 / Q/0-Q-1-Q/2 57-63-64 / N/0-N/1-N/2 19-21-22 „p“



Tafel 7 Pathologie

a) 18;022 D/0-D/1-D/2 68-55-44 / Q/0-Q-1-Q/2 50-56-60 / N/0-N/1-N/2 24-25-26 „p“, b) 18;002 D/0-D/1-D/2 59-47-39 / Q/0-Q-1-Q/2 52-64-61 / N/0-N/1-N/2 20-23-21 „p“, c) 18;017 D/0-D/1-D/2 72-58-47 / Q/0-Q-1-Q/2 53-65-75 / N/0-N/1-N/2 17-21-23 „p“, d) 18;001 D/0-D/1-D/2 80-68-56 / Q/0-Q-1-Q/2 58-73-76 / N/0-N/1-N/2 25-25-23 „p“

Mit den Parameter-Werten der Tafel-Beispiele wird die Anpassungs-Strategie der Immigrant-Population an den Lebensraum sichtbar gemacht. Als scheinbar bekannt kann lediglich der Bau des dichotom skulpturierten Phragmokons vorausgesetzt werden. Dagegen bleibt jede Vorstellung der Morphologie der ursprünglichen Wohnkammer-Skulptur hypothetisch. Deshalb sind alle von der „Norm“ abweichenden Phänotypen zugleich wichtige genealogische Informationsträger.

Ein solcher evolutionsbiologischer Sonderfall ist die evolutive Morphotype „p“ von Taf. 7/b. Das Gehäuse hat eine ungewöhnlich aufgewölbte Ventral-Seite mit einem bis zur Gehäuse-Mündung markanten Median-Kiel. Abnorm sind weiterhin die während der Metamorphose des Weichkörpers geformten (vgl. Q/2-Q/1) beidseitig bogenförmig auf den Venter ziehenden und dabei zu Wülsten umgebildeten Marginalknoten. Ein weiteres fremdartiges Verhalten beim Gehäuse-Bau belegt die evolutive Morphotype „p“ Taf. 6/d. Auch nach der Metamorphose schwächt sich lateral die kräftige Knoten-Skulptur nicht ab und die Nabelweite nimmt maximal zu. Gleichfalls ungewöhnlich ausgebildet erscheint die Ventral-Seite des Gehäuses. Hier erstrecken sich die kräftigen rippenförmig geformten Marginalknoten auf einen außergewöhnlich eingesenkten flachen Venter.

Weitere wertvolle Informationen zum Verständnis der biologischen Organisation des Ceratiten-Tieres liefern traumatisierte Individuen. Zur Entstehungsweise fossiler pathologischer ektocochleärer Cephalopoden und den Formen ihrer Regeneration gibt es bereits umfassende Untersuchungen (KEUPP 2012, REIN 2017).

Die Verletzung des ventralen Weichkörpers des evolut pathologischen Morphotyps „p“ von Taf. 7/a erfolgte während der Metamorphose. Eine deutlich nachweisbare Narbe beim weiteren Wachstum scheint jedoch zu fehlen. Mit dem Nachweis der regressiven Wachstums Metamorphose ergeben sich deshalb neue Aspekte der Regeneration des Weichkörpers für eine eigenständige Analyse der Geilsdorfer pathologischen Individuen. Deshalb werden auf Tafel 7 lediglich drei ausgewählte Belege bildhaft vorgestellt und nicht detailliert beschrieben.

Taf. 7/a; evoluter Morphotyp „p“: Fraktur der Schale mit Verletzung des Weichkörpers an der ventralen Gehäuse-Mündung, forma *fastigata*. Dabei wurde der ventrale Weichkörper am Mundrand verletzt. Beim Zusammenwachsen der gegenüberliegenden marginalen

Weichkörperteile wurden die lateralen Skulpturen über den Venter gezogen. Auf diese Weise entstanden traumatisch bedingt über den Venter stehende Ringrippen (KEUPP 1985). Die weitere Ontogenie verlief mit dem Bau von 13 senkrecht zum Umbilikal-Rand stehenden Septen normal.

Taf. 7/c; evoluter Morphotyp „p“: Fraktur mit Einbruch der Schale und Epithelreizung entlang der Bruchkante (weiße Markierung). Die schwarzen Conchin?-Reste entlang der Bruchkante auf der Lateralseite bis zum Mundrand sind Teil der Reparatur. Die schwarzen Conchin?-Reste vor der Gehäuse-Mündung jedoch Teil der Haftfläche des Kopf-Fußes.

Taf. 7/d; involuter Morphotyp „p“: Das Einziehen von Sekundärschalen unter die Primärschale der Wohnkammer ist eine Reaktion des Weichkörpers nach einem lokalen Abriss des Mantelepithels vom Hypostracum sichtbar an der schwarzen Lage vom flächig ausgeschiedenen Conchin?, forma *conclusa* (REIN 2017). Zum Zeitpunkt der Verletzung befand sich der apikale Weichkörper am senkrecht stehenden Pfeil und die iterative Gehäuse-Mündung 180° gegenüber. Der Pfeil demonstriert die lateral vom Hypostracum gelöste Fläche des Weichkörper-Epithels. Diese Fläche entspricht der eingezogenen Ersatzschale. Als weiteres Zeichen der Regeneration erfolgte der Einbau fünf zusätzlicher Septen und die ventrale Rippel-Bildung.

Die Art und Weise der Regenerierung traumatischer Ereignisse und Bildung der schwarzen organischen Lagen vor der Gehäuse-Mündung setzt die flächige Haftung des Weichkörpers am Hypostracum und des Kopf-Fußes auf der ventralen Seite der darunter liegenden Windung voraus (REIN 2017b).

7. Fazit

Nach der allopatrischen Speziation einer unbekannten Spezies der Gattung *Ceratites* de Haan aus der sephardisch/levantischen Faunen-Provinz entstanden die Schwester-Arten *Ceratites nodosus* Schlotheim, 1820 und *Ceratites tornquisti* Philippi, 1901. Dem lückenhaften Fossilbericht der evolutionären Spezies *Ceratites tornquisti* steht die vollständige endemische Phylogenese der evolutionären Spezies *Ceratites nodosus* als evolutionsbiologisches Modellbeispiel gegenüber. Die Immigration der Schwesterart *Ceratites nodosus* in den

hessisch/thüringischen Senkungsraum des Muschelkalkmeeres erfolgte im unteren Illyrium etwa einen Meter über der *Tetractinella*-Bank. Die statistische Analyse des Fundes der Geilsdorfer *flexuosus*-Population 4,5 Meter über dieser ökostratigraphischen Leitbank ermöglicht Rückschlüsse auf die ursprüngliche biologische Organisation der unbekannten Stammart.

Das Hauptmerkmal der Individuen der „Geilsdorfer *flexuosus*-Population“ ist ihre große phänotypische Variationsbreite. Alle ontogenetischen Gehäuse-Parameter stehen als Basis-Werte der ungewöhnlichen anagenetischen Entwicklungs-Geschichte ihrer Morphokline beispiellos für sich. Beim Parameter-Vergleich der Biozonen werden die evolutiven Veränderungen ursprünglicher Merkmals-Bildungen bei der Anpassung an die spezifischen ökologischen Bedingungen des neuen Lebensraumes als Mikroevolution sichtbar.

Entscheidend für die Aussagekraft der Geilsdorfer *flexuosus*-Population ist ihre autochthone Einbettung als Individuen einer Population in einer stratigraphisch ungestörten Lage und die diagenetische Besonderheit der ungewöhnlich vollständigen Sediment-Verfüllung der Wohnkammer. Sie ermöglicht die einzigartige biometrische Unterteilung und Analyse in drei Ontogenie-Stufen bis zur Gehäuse-Mündung.

Grundlage für das generelle Verständnis der Biologie der Ceratiten der Geilsdorfer *flexuosus*-Population ist ihre zweistufige Individualentwicklung. Die Wachstumsumkehr von der progressiven zur regressiven Querschnitts-Zunahme beim Gehäuse-Bau entspricht einer Umgestaltung der Weichkörper-Funktion. Für diesen in der ontogenetischen Entwicklung des Ceratiten-Tieres geführten Nachweis eines Gestaltwandels wird der Begriff regressive Wachstums-Metamorphose „**rWM**“ gewählt. Sie ist das bedeutendste evolutionsbiologische Merkmal der Immigranten. Visuell ist der Gestalt-Wandel am Steinkern schwer zu erkennen. Als Nachweis des Metamorphose-Beginns gilt der Quotient $Q1/Q2 < 1$.

Der Wechsel von der progressiven zur regressiven Querschnitts-Zunahme beim Gehäuse-Wachstum erfolgt als physiologischer Vorgang des Weichkörpers unabhängig von der Gehäuse-Größe. Er wird hypothetisch als Prozess der Geschlechtsreife bezeichnet. Zwei in der Ceratiten-Phylogenie wiederkehrende Wachstums-Strategien mit zeitlich verschieden einsetzender Geschlechts-

reife werden sichtbar (REIN 2007, 2011). Sie können als Zeichen versuchter physiologisch-reproduktiver Anpassung an den Lebensraum gedeutet werden.

Mit Hilfe der „regressiven Wachstums-Metamorphose“ gelingt indirekt der Nachweis von zwei Morphotypen „e“ und „p“. Sie unterscheiden sich durch die primär genetisch verschieden gebildete Innenspirale. Die Divergenz wird beim Vergleich der frühontogenetischen Ausbildung der Nabelweite sichtbar. Alle Werte der Ontogenie-Stufe N/2 der Morphen vom Typ „e“ sind < 20 (kleiner 20) und die vom Typ „p“ > 20 (größer 20). Nach erfolgter Metamorphose des Weichkörpers sind alle Veränderungen der Nabelweiten-Parameter physiologisch verursacht. Evolut und involut geformte Morphotypen „e“ bleiben in allen Ontogenie-Stufen bei Nabel-Werten immer kleiner 20. Im Unterschied dazu können aus juvenil evoluten Morphotypen „p“ nach erfolgter „rWM“ involut geformte Morphotypen „p“ mit Nabel-Werten kleiner 20 werden. Hypothetisch kann diese kausal genetisch belegte Unterscheidung der Morphotypen „e“ und „p“ als Merkmal für Geschlechts-Dimorphismus gedeutet werden.

Die Entwicklung der Wohnkammer-Skulptur der flexuososen Morphen entspricht keinem eigenen fortschreitend evolutiven Aufbau sondern einem rückschreitenden Abbau adulter Skulptur-Elemente.

Voraussetzung für das Verständnis der Entstehung aller spezifischen Skulptur- und Schalen-Bildungen ist die innere flächige Haftung des Weichkörpers am Hypostracum vom apikalen Ende der Wohnkammer bis zum Mundrand. Das hatte zur Folge, dass der Kopf-Fuß nicht in das Gehäuse zurückgezogen werden konnte (REIN 2017b). Mit der Funktion der organischen schwarzen Lagen vor der Gehäuse-Mündung als Haftfläche wurden die vom Weichkörper bei verlängerter Wohnkammer zusätzlich auf den Kopf-Fuß wirkenden Zug-Kräfte abgeschwächt. Ein Beleg dafür ist die Bildung der organischen schwarzen Lagen als Haftfläche für den Kopf-Fuß.

Dank

Vom Erstautor auf einer temporären Baustelle entdeckt, wurde die Fundstelle der „Geilsdorfer flexuosus Population“ unter seiner Regie gesichert und die schnelle Bergung des einmaligen Fossilmaterials organisiert.

Dabei unterstützte uns Matthias Hartmann, Direktor des Naturkundemuseums Erfurt, in vielfältiger Weise. Für die rasch erfolgte Grabungsgenehmigung an der Straßenbaustrecke der Bundesstraße B 90 nahe Geilsdorf bedanken wir uns bei der DEGES Berlin. Unser Dank gilt gleichfalls der ausführenden Baufirma Bickhardt Bau für die unproblematische und umfangreiche Unterstützung bei den Erdarbeiten. Für die aktive Hilfe bei Profilaufnahmen und der zeitaufwendigen Bergung und Sicherung des Fundmaterials bedanken wir uns bei Thomas Billert (Jena), Kay-Uwe Elste (Weimar), Peter Thieme (Weimar) sowie Thomas Bierwisch und Wolfgang Jorzik vom Naturkundemuseum Erfurt. Bei Prof. Dr. F. Hirsch (Uni Naruto) bedanken wir uns für die fachliche Unterstützung und bei Dr. J. A. Perez Valera (Uni Madrid) für die Hilfe bei der Beschaffung wichtiger Literatur.

Literatur

- ALY, M. F. (2001): Middle Triassic Cephalopods from the Musandam Peninsula, northern Oman Mountains, United Arab Emirates. – *Egyptian Journal of Geology* **45**(1): 463–479, 3 fig., 3 tab., 3pl.
- ANASTASI, V. (1898): Contribution ix Telude geologique de le Dobrogea. Terrains secondaires. – Theses pres. a la faculte des Sciences de Paris, p. 46.
- AVNIMELECH, M. (1958): Triassic in the deep boring at Kfar Yeruham (Rekhme), Northern Negev, Israel. – *Israel Research Council Bulletin* **7G**, 4: 173–175, 1 fig.
- AWAD, G. H. (1946): On the occurrence of marine Triassic (Muschelkalk) deposits in Sinai. – *Institute Egypte Bulletin* **27**: 397–427, 3 pls.
- ALLAM, A. & H. KHALIL (1988): Geology and stratigraphy of the Arif el-Naga Area, Sinai, Egypt. – *Egyptian Journal of Geology* **32**, 1–2: 199–218.
- 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.
- HAAN, G. DE (1825): *Monographiae Ammoniteorum et Goniatiteorum Specimen*. – II + 168 S. Leyden, Hazenberg, S. 157.
- HAGDORN, H. (2004): Muschelkalkmuseum Ingelfingen. – Heilbronn, Edition Lattnr, 88 S., 259 Abb.
- 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.
- HIRSCH, F.; A. MAQUEZ-ALIAGA, P. PLASENCIA-CAMPS & J. A. PEREZ-VALERA (2014): The Triassic Gondwana margin of Tethys: Outline of the Sephardic Bio-Province. – *Geological Survey of Israel, January 2014*: 22–24.
- KLUG, C.; D. KORN, U. RICHTER & M. ÜRLICHS (2004): The black layer in Cephalopods from the German Muschelkalk (Triassic). – *Palaeontology* **47**, Part 6: 1407–1425, 11 Fig.
- KLUG, C.; M. MONTENARI, H. SCHULZ & M. ÜRLICHS (2007): Soft-tissue Attachment of Middle Triassic Ceratitida from Germany. – in N. H. LANDMAN et al. (eds.): *Cephalopods Present and Past: New Insights and Fresh Perspectives*. – Springer, New York: 205–220, 7 Fig.
- 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.
- KORNGREEN, G. & C. BENJAMI (2014): New paradigms on the genesis of the Triassic succession in southern Israel – Introduction to the excursions. – *Geological Survey of Israel, January 2014*: 1–2.
- KUMMEL, B. (1960): Middle Triassic nautiloids from Sinai, Egypt and Israel. – *Harvard University Bull. Mus. Comp. Zoology* **103**, 7: 285–302, 4 pls.
- KOZUR, H. (1974). Biostratigraphie der germanischen Mitteltrias, Teil I und II mit Anlagen. – *Freiberger Forschungshefte C* **280**, I: 1–56, II: 1–71.
- MIETTO, P.; S. MANFRIN & M. RIGO (2018): MIDDLE TRIASSIC AMMONOID FAUNA FROM THE RECOARO AND TRETTO AREAS (NE ITALY) AND ITS STRATIGRAPHIC AND PALEOBIOGEOGRAPHIC EVIDENCE. – *BOLLETTINO DELLA SOCIETÀ PALEONTOLOGICA ITALIANA* **53** (3): 217–250, 8 Fig.
- MOJSISOVICS V. MOJSVÁR, E. (1882): Die Cephalopoden der mediterranen Triasprovinz. – *Abhandlungen der k.-k. Geologischen Reichsanstalt X*: 1–320, 94 Taf.
- (1902): Die Cephalopoden der Hallstädter Kalke. – *Abhandlungen der k.-k. Geologischen Reichsanstalt VI/1*: 175–356, Taf. 1–23.
- 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. – *Paläontol. Abh.*, N. F., **4**, H. 4, 347–458, Taf. XXXIV–LIV. Jena 1901.
- 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. (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.
- (2003): Zur Biologie der Ceratiten der *spinosus*-Zone – Ergebnisse einer Populationsanalyse. – Teil I: Populationsstatistik, Sexual-Dimorphismus und Artkonzept. – Veröffentlichungen des Naturkundemuseums Erfurt **22**: 43–67, 16 Abb., 2 Prof.
- (2006): Zur Biologie der Ceratiten der *compressus*-Zone – Ergebnisse einer Populationsanalyse. – Veröffentlichungen des Naturkundemuseums Erfurt **25**: 47–68, 29 Abb.
- (2007): Die Biologie der Ceratiten der *flexuosus*-, *sequens/pulcher* und *sempartitus/meissnerianus* Zone – Entstehung und Aussterben der Biospezies *Ceratites nodosus*. – Veröffentlichungen des Naturkundemuseums Erfurt **26**: 39–67, 32 Abb., 6 Taf., 3 Prof.
- (2008): *Ceratites atavus* auf Mallorca? – Die Muschelkalkammonoiten des Museu Balear de Sciences Natural Söller. – *VERNATE* **35**: 5–19, 8 Abb., 5 Taf.
- (2010): Die Stellung der Chronospezies *Ceratites evolutus* in der Ceratitenphylogenese – Ergebnisse einer Populationsanalyse. – *VERNATE* **29**: 5–23, 17 Abb.
- (2011): Zur Biologie der Ceratiten der *enodis/posseckeri* Zone – Ergebnisse einer Populationsanalyse. – *VERNATE* **30**: 29–48, 13 Abb., 6 Taf.
- (2016): *Germanonautilus bidorsatus* und ?*Germanonautilus tridorsatus* (Nautiloidea) aus dem Oberen Muschelkalk (Mittel Trias, Anis – Ladin), Teil I: Speziation, Ontogenese und Phylogenese. – *VERNATE* **35**: 31–66, 13 Abb., 11Taf.
- (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.

- (2019): *Sturia brandti* n. sp. und *Sephardonautilus tridorsatus* n. gen. – Migrationswege und Immigranten im Oberen Muschelkalk (Mittlere Trias). – VERNATE **38**: 77–94.
- 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.
- RIEDEL, A. (1918): Beiträge zur Paläontologie und Stratigraphie der Ceratiten des deutschen Oberen Muschelkalks. – Jahrbuch der preussischen geologischen Landesanstalt **37** (f. 1916): 1–116.
- SCHLOTHEIM, E. F. v. (1820): Petrefactenkunde. – Gotha, Becker, 437 S.
- SPATH, L. F. (1946): The Middle Triassic Cephalopoda from Sinai. – Institute Egypte Bulletin **27**: 425–426, pl III.
- 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.
- TORNQUIST, A. (1898): Einige Bemerkungen über das Vorkommen von *Ceratites subnodosus* nov. var. *romanicus* in der Dobrudscha. – Zeitschrift der deutschen Geologischen Gesellschaft **50**, 1 : 173–180, Taf. VIII.
- (1898): Neue Beiträge zur Geologie und Paläontologie der Umgebung von Recoaro und Schio (im Vicentin). – 1. Beitrag: Die nodosen Ceratiten. – Zeitschrift der deutschen Geologischen Gesellschaft **50**, 2 : 209–233, Taf. VIII–X.
- (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**, 4: 635–694, Taf. XX–XXIII.
- (1900): Einige Bemerkungen über das Vorkommen von *Ceratites subnodosus* nov. var. *romanicus* in der Dobrudscha. – N. Jb. Min. etc. (1900), **I**: 173–180, Taf. 8.
- (1901): Das Vorkommen von nodosen Ceratiten auf Sardinien und über die Beziehungen der mediterranen zu den deutschen Nodosen. – Centralblatt Min. etc. **1901**: 385–396.
- URLICHS, M. (1999): Cephalopoden im Muschelkalk und Lettenkeuper des Germanischen Beckens. – in: HAUSCHKE & WILDE (Hrsg.): Trias, eine ganz andere Welt: 343–354, 19 Abb. München.
- URLICHS, M. & R. MUNDLOS (1980): Revision der Ceratiten aus der *ata-vus*-Zone (Oberer Muschelkalk, Oberanis) von SW-Deutschland. – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B **48**: 1–42, 7 Abb., 4 Taf.
- URLICHS, M. & R. MUNDLOS (1987): Revision der Gattung *Ceratites* DE HAAN 1825 (Ammonoidea, Mitteltrias). I. – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B **128**: 1–36, 16 Abb.
- WENGER, R. (1957): Die germanischen Ceratiten. – Palaeontographica A, **108**: 57–129, Taf. 8–20, 44 Abb.
- WILLMANN, R. (1985): Die Art in Raum und Zeit. – Verl. P. Parey, 207 S., 46 Abb., Berlin und Hamburg.

Anschrift der Autoren:

Sebastian Brandt
 Im Schlufter
 99192 Nesse-Apfelstädtäue, OT Kornhochheim
 brabast@googlemail.com

Siegfried Rein
 Hubertusstraße 69
 99094 Erfurt
 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): Brandt Sebastian, Rein Siegfried

Artikel/Article: [Die Chronospezies *Ceratites flexuosus* von Geilsdorf - Ein evolutionsbiologischer Modellfall der evolutionären Art *Ceratites nodosus* 53-76](#)